

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Speciální chemicko-biologické obory
Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



Kristýna Chobotová

Role tiplíků v přenosu krevních parazitů ptáků
The role of biting midges in avian blood parasites transmission

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Jana Brzoňová, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce RNDr. Janě Brzoňové, Ph.D. za cenné rady, připomínky, ochotu a trpělivost v této nelehké distanční době. Velký dík patří i mé rodině za nekonečnou podporu při studiu i v životě. Vím, že to se mnou leckdy není lehké.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 5.8.2021

.....

Kristýna Chobotová

Abstrakt

Tiplíci rodu *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) jsou zástupci krevsajícího hmyzu, významní především jako přenašeči virových onemocnění hospodářských zvířat. Do popředí vědeckého zájmu se v České republice dostali zejména v souvislosti s šířením Bluetongue viru od roku 2007. Nicméně jako přenašeči parazitických nákaz bývají často opomíjeni, obzvláště pokud se nejedná o hospodářsky významné patogeny. U ptáků, na které se tato bakalářská práce zaměřuje, jsou tiplíci nejvýznamnějším vektorem zejména pro rod *Haemoproteus*, přenáší minimálně 24 druhů tohoto prvoka. Naopak z rodu *Leucocytozoon* jsou prokázanými přenašeči pouze pro druh *L. caulleryi*. U rodu *Trypanosoma* byl prokázán přenos u tří druhů, *T. avium*, *T. bennetti* a *T. everetti*. Tiplíci přenáší i helminty čeledi Onchocercidae, jako vektoři figurují u rodů *Eufilaria*, *Chandlerella* a *Splendidofilaria*. Tato bakalářská práce má za cíl shrnout poznatky o tiplicích jako přenašečích ptačích krevních parazitů – prvoků rodů *Haemoproteus*, *Leucocytozoon* a *Trypanosoma* a helmintů čeledi Onchocercidae.

Klíčová slova: tiplík, parazit, vektor, hostitel, pták, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Trypanosoma*, Onchocercidae

Abstract

Biting midges of the genus *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) are hematophagous insects mainly important as vectors of viral diseases of farm animals. They have shifted to the forefront of scientific interest in the Czech Republic primarily in relation to the Bluetongue Virus spread since 2007. However, they have been often ignored as vectors of parasitic infections, especially if these are not pathogens of economic importance. In birds, which are the focus of this bachelor's thesis, biting midges are the most significant vector mainly for the genus *Haemoproteus*, they transmit at least 24 species of these protozoa. On the other hand, they are proven vectors for only one species of the genus *Leucocytozoon* – *L. caulleryi*. Transmission has been proven for three species of the genus *Trypanosoma* – *T. avium*, *T. bennetti* and *T. everetti*. Biting midges also transmit helminths of the family Onchocercidae, they play a role as vectors for the genera *Eufilaria*, *Chandlerella* and *Splendidofilaria*. The goal of this bachelor's thesis is to gather information about biting midges as vectors of avian blood parasites – protozoa of the genera *Haemoproteus*, *Leucocytozoon* and *Trypanosoma* and helminths of the family Onchocercidae.

Key words: biting midges, parasite, vector, host, bird, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Trypanosoma*, Onchocercidae

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Tiplíci	2
2.1	Obecná charakteristika	2
2.2	Hostitelská preference tiplíků	2
2.3	Význam tiplíků jako přenašečů chorob	3
2.4	Tiplíci v Evropě a České republice.....	5
3	Krevní parazité ptáků přenášení tiplíky	6
3.1	Protista	6
3.1.1	<i>Haemoproteus</i>	8
3.1.1.1	Obecná charakteristika	8
3.1.1.2	Životní cyklus	8
3.1.1.3	<i>Haemoproteus</i> jako patogen.....	10
3.1.1.4	Tiplíci jako přenašeči	11
3.1.2	<i>Leucocytozoon</i>	14
3.1.2.1	Obecná charakteristika	14
3.1.2.2	Životní cyklus	14
3.1.2.3	<i>Leucocytozoon</i> jako patogen	16
3.1.2.4	<i>Leucocytozoon caulleryi</i> a přenos tiplíky.....	18
3.1.3	<i>Plasmodium</i>	19
3.1.3.1	Obecná charakteristika	19
3.1.3.2	Tiplíci jako možní přenašeči	19
3.1.4	<i>Trypanosoma</i>	20
3.1.4.1	Obecná charakteristika	20
3.1.4.2	Životní cyklus	21
3.1.4.3	<i>Trypanosoma</i> jako ptačí patogen	22
3.1.4.4	Ptačí trypanosomy a jejich přenos tiplíky	22
3.2	Helminti	23
3.2.1	Onchocercidae	24
3.2.1.1	Obecná charakteristika	24
3.2.1.2	Životní cyklus	24
3.2.1.3	Patogenita u ptáků	25
3.2.1.4	Přenos ptačích filárií tiplíky	26
4	Závěr.....	28
	Seznam literatury.....	30
	Sekundární citace (*).....	37

1 Úvod

Tiplíci (*Culicoides*), známí též pod téměř nepoužívaným českým názvem pakomárci, jsou drobný, krevsající hmyz z čeledi Ceratopogonidae (Diptera). Svým larválním vývojem jsou vázáni na vlhká stanoviště. Krev homoiotermních obratlovců (vzácněji poikilotermních) sají pouze samičky, které ji potřebují pro vývoj vajíček; samečci se živí jen rostlinným nektarem.

Tiplíci jsou hospodářsky a veterinárně významní jako trapiči a zejména jako přenašeči chorob dobytka a dalších hospodářských zvířat. Mezi nejvýznamnější nemoci přenášené tímto hmyzem patří katarální horečka ovcí (Bluetongue Virus, BTV), koňský mor (African Horse Sickness Virus, AHSV), bovinní efemérní horečka (Bovine Ephemeral Fever Virus, BEFV), epizootická hemoragická choroba (Epizootic Hemorrhagic Disease Virus, EHDV), koňská encefalitida (Equine Encephalosis Virus, EEV), virus Akabane (AKAV), dermatitidy a nejrůznější filariózy. V Evropě také šíří poměrně nový Schmallenberský virus (SBV).

Na ptactvo přenáší kromě virů (viry Oropouche, Ingwavuma a Thimiri) i krevní parazity, na které se zaměřuje tato práce, a to prvoky rodů *Haemoproteus* (Apicomplexa: Haemosporida), *Leucocytozoon* (Apicomplexa: Haemosporida), *Trypanosoma* (Euglenozoa: Kinetoplastea) a helminty z čeledi Onchocercidae (Nematoda: Rhabditida). Helmintózy u ptáků často probíhají bez příznaků, infekce prvoky také může být bezpříznaková nebo probíhá ve formě ptačí malárie.

Člověk se také stává terčem tiplíků. Z takového setkání si následně v tropických částech Afriky a Střední a Jižní Ameriky může odnést infekci helminty rodu *Mansonella*. Z virových nákaz je nejvýznamnější tropický jihoamerický virus Oropouche (OROV).

V podstatě kosmopolitní výskyt tiplíků je podmíněn jejich relativní nenáročností na podmínky. V současné době je popsáno 1347 druhů na celém světě (Borkent a Dominiak, 2020). V Evropě najdeme kolem 117 druhů (Szadziwski a kol., 2013), z nich v České republice pak 52 druhů (Tóthová a Knoz, 2009; Rádrová a kol., 2016).

Bohužel, tiplíkům vedle komárů a muchniček není věnována velká pozornost. V České republice se o nich ve větší míře začalo mluvit až v souvislosti s výskytem katarální horečky ovcí od roku 2007. Mnozí lidé o nich nikdy ani neslyšeli. Mezi takové, přiznávám, jsem donedávna patřila i já. To byl jeden z hlavních důvodů, proč jsem si zvolila téma „Role tiplíků v přenosu krevních parazitů ptáků“.

Cílem této bakalářské práce je shrnout dostupné poznatky o tiplících a ptačích parazitech v nich detekovaných, se zaměřením na rody, u kterých tiplík prokazatelně figuruje jako vektor.

2 Tiplíci

2.1 Obecná charakteristika

Tiplíci rodu *Culicoides* se taxonomicky řadí do čeledi pakomárcovití (Ceratopogonidae), která patří do řádu dvoukřídlí (Diptera). Infrařád Culicomorpha zahrnuje kromě tiplíků další významné přenašeče chorob, a to čeledi muchničky (Simuliidae) a komáři (Culicidae) (Schoch a kol., 2020). V současné době do rodu *Culicoides* spadá 33 podrodů (Borkent a Dominiak, 2020), na území České republiky se vyskytuje šest podrodů: *Avaratia*, *Beltranmyia*, *Culicoides*, *Monoculicoides*, *Oecata* a *Pontoculicoides* (Tóthová a Knoz, 2009).

Tiplíci (Obrázek 1) jsou drobný hematofágní hmyz s celosvětovým rozšířením; nevyskytují se pouze na Antarktidě a v podobně teplotně extrémních oblastech, Novém Zélandu, Patagonii a Havajských ostrovech (Mellor a kol., 2000).

Délka těla tiplíků zpravidla nepřesahuje 3 mm. Životnímu stylu uzpůsobené bodavě-savé ústní ústrojí je tvořeno pyskem, styletovitými kusadly, oboje pokryté drobnými zoubky, a makadly. Pro druhové určení jsou důležitá křídla s charakteristickou kresbou a žilnatinou (Országh, 1980).



Obrázek 1 Samička tiplíka *Culicoides sonorensis* (Schmidtman, 2005).

Krev homoiotermních i poikilotermních obratlovců potřebují pouze samičky pro vývoj vajíček. Jako zdroj energie využívají obě pohlaví květový nektar. Samičky sají za soumraku po dobu 3–5 min, nejvyšší aktivity v našich podmínkách dosahují v letních měsících (Országh, 1980).

Životní cyklus tvoří běžná vývojová stádia holometabolního hmyzu – vajíčko, čtyři beznohá larvální stádia, kukla a dospělec. Samička klade vajíčka do míst se stojatou vodou a v takovém prostředí tiplíci prochází celým larválním vývojem. V přírodě se dospělec dožívá přibližně 30 dní. Jedinci některých druhů jsou schopni dokončit gonotrofický cyklus (tj. období od nasání krve po naklazení vajíček) jen jednou za život, ale např. u nás běžné druhy *Culicoides obsoletus* či *C. punctatus* ho mohou v našich podmínkách dokončit až třikrát, *C. grisescens* dokonce čtyřikrát (Országh, 1980).

2.2 Hostitelská preference tiplíků

Znát hostitelské preference hematofágního hmyzu je důležité z hlediska epidemiologie. Dříve se pro určení hostitele tiplíků využívaly morfologické znaky ukazující na preferenci savců nebo ptáků (ornitofilní tiplíci měli mít více senzíl na makadlech a na větším počtu článků

tykadel, což mělo odrážet menší velikost hostitele); jejich spolehlivost však nebyla prokázána (Martínez-de la Puente a kol., 2015). Dnes převažují přesnější molekulárně-biologické analýzy DNA z nasáté krve.

Většina tiplíků se specializuje buď na savčí, nebo ptačí hostitele, ale některé druhy jsou oportunistické a schopné sít i na nepreferovaném hostiteli (Martínez-de la Puente a kol., 2015). Např. *C. obsoletus*, *C. kibunensis* a *C. circumscriptus* jsou přitahováni dobyt看em i ptáky, zatímco *C. scoticus* a *C. dewulfi* jsou převážně mamaliofilní (Lassen a kol., 2012; Viennet a kol., 2013). Mezi spíše ornitofilní tiplíky patří *C. festivipennis* a *C. pictipennis* (Lassen a kol., 2012). Roli hraje i velikost hostitele (Viennet a kol., 2013), mamaliofilní *Culicoides* dávají často přednost hovězímu dobytku před menšími zvířaty (Lassen a kol., 2011).

Preferovaný hostitel krevsajícího hmyzu také může ovlivnit prostředí, v jakém bude druh hostitele vyhledávat, a spektrum přenášených patogenů. Ornitofilní tiplíci zpravidla upřednostňují koruny stromů, což souvisí právě s výskytem ptačích hostitelů (Černý a kol., 2011).

2.3 Význam tiplíků jako přenašečů chorob

Kromě přenosu patogenů i samotné kousnutí tiplíka je pro zvíře i člověka velmi bolestivé (vzhledem k anatomii sosáku a způsobu krmení – jsou to tzv. pool feeders) a může způsobovat vážné dermatitidy. Ty jsou způsobeny alergickou reakcí na sliny tohoto hmyzu hlavně u koní, ale i ovcí (Crilly a kol., 2016). Krátce po kousnutí se v místě vpichu vytvoří pupen, který se brzy přemění v puchýřek vyplněný čirou tekutinou. Po prasknutí se může do poškozené kůže zanést sekundární infekce a vytvořit hnisavá pustula. Riziko zanesení infekce je zvýšeno dlouhodobým svěděním. To vše zanechá na kůži pigmentované jizvy (Sherlock, 1965). Koně jsou na taková štípnutí nejcitlivější. U nich způsobují sezónní (léto je období největší aktivity tiplíků) dermatitidu známou jako „sweet itch“ či „Queensland itch“. Kožní léze se vyskytují na nejvíce napadaných částech těla, což záleží na druhu tiplíka, který v dané části světa převažuje (např. *C. obsoletus* preferuje ventrální oblast) (Anderson a kol., 1988).

Významná virová onemocnění, přenášená tiplíky, jsou často způsobena viry rodu *Orbivirus* z čeledi Reoviridae (BTV, AHSV, EHDV, EEV). Výjimkou je virus bovinní efemérní horečky (BEFV), který patří do čeledi Rhabdoviridae, a viry Akabane (AKAV), Oropouche (OROV) a Schmallenberský virus (SBV) z čeledi Peribunyaviridae (Schoch a kol., 2020).

Vektorem pro Bluetongue virus (BTV), způsobující katarální horečku ovcí, je pouze rod *Culicoides*, přenos se však může uskutečnit i pohlavním stykem (Bowen a Howard, 1984), transplacentárně a orálně pozřením infikované tkáně (Menzies a kol., 2008). V Evropě se nemoc poprvé objevila roku 2006, a to v Nizozemsku. V České republice o rok později. Mezi

klinické projevy u ovcí patří vysoká horečka, překrvení ústních, labiálních a nosních sliznic, otok obličejové oblasti, tachypnoe, hyperpnoe, konjunktivitida, koronitida (zarudnutí korunky kopyta) a bolestivost nohou (Darpel a kol., 2007). Virus přenáší mnoho druhů tiplíků, v Evropě hraje nejdůležitější roli *C. imicola*, dále *C. obsoletus*, *C. scoticus*, *C. chiopterus*, *C. dewulfi*, *C. pulicaris*, *C. punctatus*, *C. newsteadi*, *C. paolae* a *C. circumscriptus* (Purse a kol., 2015; Foxi a kol., 2016, 2019).

Africký mor koní (AHS) je virové onemocnění, které se šíří v subsaharské Africe opět hlavně skrze tiplíky rodu *Culicoides*. Čas od času se ale objevují epidemie i mimo Afriku v jihozápadní Asii a jihozápadní Evropě. Taková nákaza mívá pro chovatele koní katastrofální následky, úmrtnost se totiž pohybuje kolem 90 % (Mellor a kol., 2000). Příznaky postihují oběhovou a dýchací soustavu a způsobují rozsáhlé vnitřní krvácení, časté jsou otoky kolem očí, které mohou vést i k slepotě (Howell, 1960). Nejdůležitějším vektorem je *C. imicola* (de Waal a kol., 2016), který se rozšířil v celé Africe, jižní Evropě až po jižní Asii, a zvyšuje tak nebezpečí výskytu AHS mimo Afriku (Leta a kol., 2019). Virus byl také detekován v *C. bolitinos*, který pravděpodobně udržuje ohniska AHS v chladnějších oblastech Afriky, kde se *C. imicola* nevyskytuje (Venter a kol., 2000; Meiswinkel a Paweska, 2003).

Epizootická hemoragická choroba (EHD) a koňská encefalitida (EE) nemají velký ekonomický dopad, ve většině dobytka totiž nákaza probíhá asymptomaticky.

Virus bovinní efemérní horečky (BEFV), ačkoli napadá celou škálu přežvýkavců, vyvolává vážné příznaky pouze u hovězího dobytka. Mezi ty patří horečka, dyspnoe, rozedma plic, bronchiolitida, ochablost a anorexie. K úplnému uzdravení dochází po třech dnech, odtud „třídenní nemoc“ (Burgess a Spradbrow, 1977).

Vážné důsledky pro mláďata přežvýkavců má transplacentární přenos viru Akabane (AKAV). Novorozenci trpí nekrotizující meningoencefalitidou, hydranencefalií, multifokální encefalitidou, artrogrypózou, skoliózou a kyfózou. Symptomy závisí na stupni březosti matky v době nákazy (Narita a kol., 1979).

Od roku 2011 je v Evropě (vůbec poprvé se objevil v Německu) hlášeno šíření nového Schmallenberského viru (SBV). Tento virus, také přenášený jen tiplíky, způsobuje u přežvýkavců horečku, průjem a sníženou produkci mléka. Mezi závažnější projevy viru jako teratogenu patří potraty, předčasné porody či narození deformovaných mláďat (Wernike a kol., 2015). Pomocí RT-PCR byla zjištěna přítomnost viru v *C. scoticus*, *C. chiopterus*, *C. obsoletus*, *C. dewulfi*, *C. pulicaris*, *C. newsteadi*, *C. lupicaris*, *C. imicola* a *C. nubeculosus* (Ségard a kol., 2018).

Pro člověka je nebezpečný virus Oropouche (OROV) přenášený kromě komárů i tiplíky (*C. paraensis*) v Jižní Americe od roku 1955. Pacienti vykazují symptomy podobné horečce Dengue nebo Zika – horečka, zimnice, bolest hlavy, svalů, kloubů, nevolnost, zvracení, průjem, anorexie či fotofobie. Nejsou známa žádná úmrtí (*Pinheiro a kol., 1982; cit. dle Travassos da Rosa a kol., 2017).

Tiplíci jsou také významnými přenašeči ptačích krevních parazitů, a to prvoků rodů *Haemoproteus* (Apicomplexa: Haemosporida), *Leucocytozoon* (Apicomplexa: Haemosporida), *Trypanosoma* (Euglenozoa: Kinetoplastea) a helmintů z čeledi Onchocercidae (Nematoda: Rhabditiida). Těmto parazitům se podrobně věnují kapitoly 3.1.1, 3.1.2, 3.1.4 a 3.2.1. U rodu *Plasmodium* (Apicomplexa: Haemosporida) nebyl přirozený přenos tiplíky dosud potvrzen, proto se mu tato práce věnuje pouze okrajově v kapitole 3.1.3.

2.4 Tiplíci v Evropě a České republice

První ucelený seznam druhů čeledi Ceratopogonidae na území Československa vypracoval Országh (1980). Zahrnoval šest podrodů a celkově 63 druhů rodu *Culicoides*, z nich přibližně 28 na území dnešní ČR (mnoho dalších druhů zde pak mělo pouze odhadovaný výskyt). Od té doby proběhlo několik studií věnujících se monitoringu tiplíků. Nejnovější komplexní systematický přehled, který je k dispozici, sepsali Tóthová a Knoz (2009). Ten navyšuje počet druhů v ČR na 49, studie Rádrové a kol. (2016) tuto informaci aktualizuje na dnešních 52 druhů (Tabulka 1).

Z celkových 1347 druhů tiplíků (Borkent a Dominiak, 2020) je současně z Evropy hlášeno 117 druhů (Szadziwski a kol., 2013) a z České republiky již zmíněných 52 druhů (Tóthová a Knoz, 2009; Rádrová a kol., 2016). V ČR najdeme šest podrodů rodu *Culicoides*: *Avaratia*, *Beltranmyia*, *Culicoides*, *Monoculicoides*, *Oecata* a *Pontoculicoides* (Tóthová a Knoz, 2009). Zdaleka nejabundantnějším druhem je u nás mamaliofilní *C. obsoletus*, který pravidelně tvoří až 80 % jedinců odchycených v blízkosti výskytu dobytka i divokých přežvýkavců (farmy a krmelce) (Rádrová a kol., 2016). Ve studii Černého a kol. (2011) byl v pastech s ptačí návnadou nejčastější *C. festivipennis* s podílem 41,6 % z odchycených tiplíků, *C. obsoletus* v tomto případě tvořil jen 0,1 %.

Tabulka 1 Seznam druhů rodu *Culicoides* v ČR dle Tóthová a Knoz (2009) a Rádrová a kol. (2016).

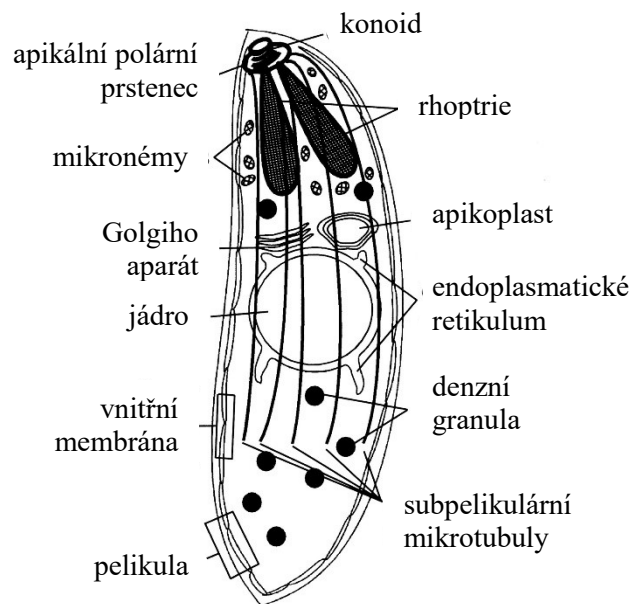
<i>Avaratia</i>	<i>C. parroti</i>	<i>C. odiatu</i>
<i>C. abchazicus</i>	<i>C. riethi</i>	<i>C. pallidicornis</i>
<i>C. chiopterus</i>	<i>C. stigma</i>	<i>C. pictipennis</i>
<i>C. dewulfi</i>	<i>Oecata</i>	<i>C. pseudoheliophilus</i>
<i>C. obsoletus</i>	<i>C. achrayi</i>	<i>C. pumilus</i>
<i>C. scoticus</i>	<i>C. albicans</i>	<i>C. reconditus</i>
<i>Beltranmyia</i>	<i>C. alazanicus</i>	<i>C. segnis</i>
<i>C. circumscriptus</i>	<i>C. brunnicans</i>	<i>C. semimaculatus</i>
<i>C. manchuriensis</i>	<i>C. clastrieri</i>	<i>C. shaklawensis</i>
<i>C. salinarius</i>	<i>C. comosioculatus</i>	<i>C. simulator</i>
<i>C. sphagnumensis</i>	<i>C. duddingstoni</i>	<i>C. subfasciipennis</i>
<i>Culicoides</i>	<i>C. dzhafarovi</i>	<i>C. truncorum</i>
<i>C. delta</i>	<i>C. fascipennis</i>	<i>C. ustinovi</i>
<i>C. fagineus</i>	<i>C. festivipennis</i>	<i>C. vexans</i>
<i>C. grisescens</i>	<i>C. furcillatus</i>	<i>C. vidourlensis</i>
<i>C. impunctatus</i>	<i>C. haranti</i>	<i>Pontoculicoides</i>
<i>C. pulicaris</i>	<i>C. heliophilus</i>	<i>C. saevus</i>
<i>C. punctatus</i>	<i>C. jurensis</i>	<i>C. tauricus</i>
<i>Monoculicoides</i>	<i>C. kibunensis</i>	
<i>C. nubeculosus</i>	<i>C. maritimus</i>	

3 Krevní parazité ptáků přenášení tiplíky

3.1 Protista

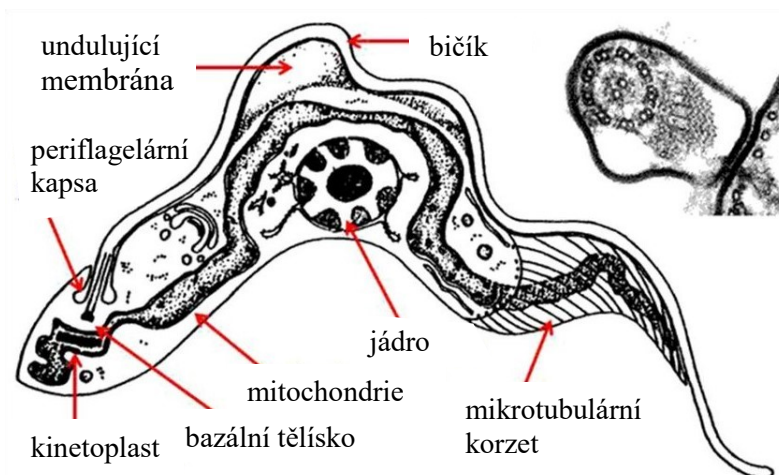
Tiplíci přenášejí krevní prvky řádů Haemosporida (rody *Haemoproetus*, *Leucocytozoon* a *Plasmodium*) a Trypanosomatida (rod *Trypanosoma*). Tzv. hemosporidie jsou vnitrobuněčnými parazity obratlovců, trypanosomy se v krvi nacházejí volně.

Pro kmen Apicomplexa je charakteristický apikální komplex a organela apikoplast (Obrázek 2). Součástí apikálního komplexu, který je přítomný u sporozoitů a merozoitů, je mikrotubulární konoid, kam ústí sekreční organely (mikronémy a rhoptrie). Apikální komplex slouží k průniku do hostitelské buňky. Apikoplast je pozůstatkem plastidu, jehož funkcí není fotosyntéza, nýbrž syntéza mastných kyselin, izoprenoidů a dalších pro buňku nezbytných látek (Čepička a kol., 2007).



Obrázek 2 Schématické vyobrazení morfologie kmene Apicomplexa. Převzato a upraveno dle Morrisette a Sibley (2002).

Pro trypanosomy je charakteristickou organelou kinetoplast, který propůjčil jméno celé třídě Kinetoplastea. Kinetoplast, umístěný při bázi bičíku, je součástí mitochondrie a je tvořen složitou sítí maxicirkulů (maxikroužků) a minicirkulů (minikroužků) kinetoplastové DNA. Minicirkly kódují gRNA potřebnou k posttranskripčnímu editingu RNA zapsané v maxicirklech (Čepička a kol., 2007). Mezi další typické struktury patří bičík s undulující membránou a periflagelární kapsou (Obrázek 3).

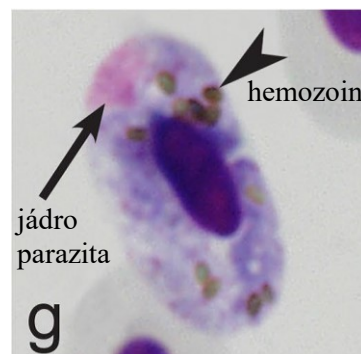


Obrázek 3 Morfologie trypanosomy. Fotografie vpravo nahoře: příčný řez bičíkem a undulující membránou. Převzato a upraveno dle Wiser (1999).

3.1.1 *Haemoproteus*

3.1.1.1 Obecná charakteristika

Jednobuněčný intracelulární parazit rodu *Haemoproteus* (Obrázek 4) patří do čeledi Haemoproteidae, řádu Haemosporida, třídy Aconoidasida, kmene Apicomplexa (Schoch a kol., 2020). Rod se může dále dělit na dva podrody podle vektora a vývoje – *Haemoproteus* přenášený kloši (Hippoboscidae) a *Parahaemoproteus* přenášený tiplíky (Ceratopogonidae). Bennett a kol. (1965) původně navrhovali rozdělení rodu na dva samostatné rody *Haemoproteus* a *Parahaemoproteus* na základě rozdílů ve vývoji v kloších a tiplících. Pro nedostatek podkladů ale Levine a Campbell (1971) zavedli *Parahaemoproteus* jako podrod.



Obrázek 4 *Haemoproteus* v ptačím erytrocytu. Převzato a upraveno dle Valkiūnas a Iezhova (2018).

Haemoproteus je celosvětově rozšířený s největší diverzitou v tropických oblastech. Napadá erytrocyty obratlovců, převážně ptáků, ale i plazů. Je poměrně běžný v populacích ptáků z řádů pěvci (Passeriformes), měkkozobí (Columbiformes), vrubozobí (Anseriformes), dravci (Falconiformes), sovy (Strigiformes), krátkokřídli (Gruiformes) a srostloprstí (Coraciiformes) (Valkiūnas, 2016).

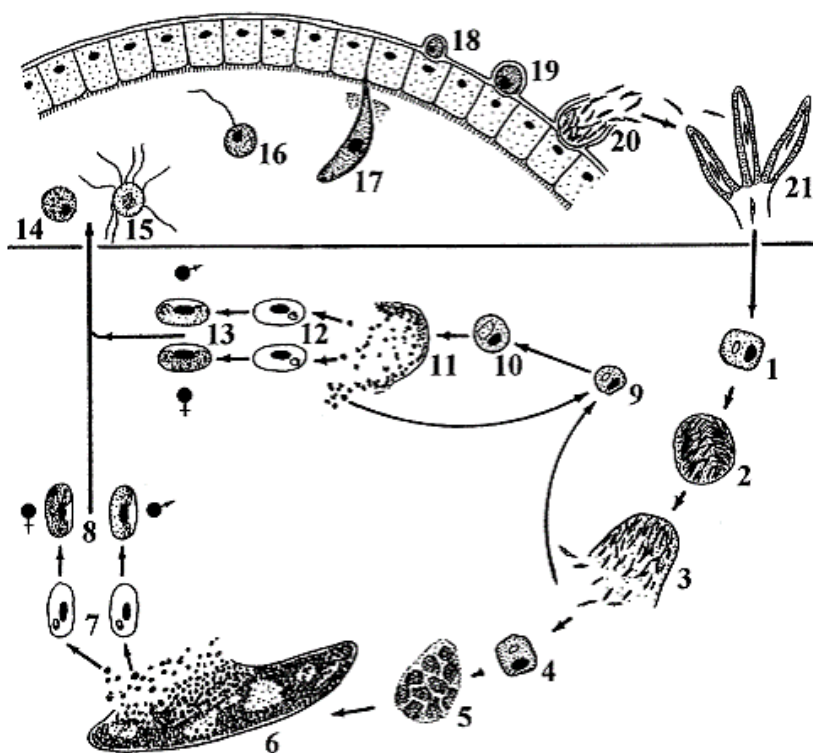
3.1.1.2 Životní cyklus

Pohlavní rozmnožování rodu *Haemoproteus* probíhá v hematofágním dvoukřídlém hmyzu z čeledi Hippoboscidae (kloši) a Ceratopogonidae (tiplíci) jakožto definitivním hostiteli. Mezihostitelem je většinou pták, ale nejméně 10 druhů tohoto prvoka najdeme i u želv (Lainson a Naiff, 1998).

Životní cyklus rodu *Haemoproteus* je velmi komplexní a má několik fází (Obrázek 5). Ne-pohlavní fáze začíná vpravením sporozoitů do krve mezihostitele. Sporozoiti invadují endoteliální buňky, kde se začnou asexuálně dělit v exoerytrocytární meronty (neboli schizonty). Ti se nejčastěji nacházejí v plicích, dále mimo jiné v slezině, játrech, ledvinách, srdci a kosterní svalovině (Valkiūnas, 2005). Meronti zvyšují počet svých jader až na 24 (Ahmed a Mohammed, 1977). První generace merontů se vyvíjí v kapilárním endotelu a myofibriloblastech. Z merontů vznikají merozoiti, kteří se buď dál dělí v další meronty v retikulárním vazivu sleziny a indukují sekundární merogonii, nebo proniknou do červených krvinek (často více merozoitů do jedné buňky) a do šesti dnů se mění v gametocyty a čekají na nasátí vektorem (Valkiūnas, 2005).

V trávicí soustavě hmyzu probíhá gametogeneze, kdy z jednoho gametocyty vzniká až osm podlouhlých pohyblivých samčích mikrogamet či jedna kulatá nepohyblivá samičí makrogameta (Khan a Fallis, 1971) v řádu několika minut od nasátí (Fallis a Bennett, 1961). Extracelulárně dochází k splynutí v zygotu (pohlavní fáze) a její přeměně v pohyblivý ookinet. Ten penetruje střevní epitel a pod bazální laminou se zapouzdří v oocystu, kde se vyvíjí sporozoiti. Přes haemocoel se sporozoiti dostanou do slinných žláz hmyzu a při dalším sání se jakožto infekční stádium vyplaví do krve mezipřijítele (Valkiūnas, 2005).

Některé druhy (*H. columbae*, *H. handai*, *H. mansonii*, *H. majoris*, *H. lophortyx*) tvoří v kapilárních endoteliích, srdci, kosterních a hladkých svalech mezipřijítele meronty druhé generace – megalomeronty (megaloschizonty). Ti největší dosahují délky až 400 µm a jsou viditelné pouhým okem na povrchu postižených orgánů. Po několika týdnech prasknou a uvolní několik merozoitů, kteří napadnou erythrocyty a mění se v nich gametocyty (Valkiūnas, 2005). Nedávná studie Ilgūnase a kol. (2019) ukazuje, že megalomeronti jsou běžným a přirozeným stádiem exoerythrocytárního vývoje *H. majoris* a měla by jim být věnována větší pozornost, jelikož vzhledem ke své velikosti způsobují značné poškození organismu.



Obrázek 5 Vývojový cyklus rodu *Haemoproteus* (*H. mansonii*). 1 – sporozoit v endoteliální buňce; 2–3 – exoerythrocytičtí meronti první generace a merozoiti; 4 – merozoit v endoteliální buňce; 5–6 – megalomeronti v kosterní svalovině; 7 – merozoiti v erythrocytech; 8 – gametocyty; 9 – merozoit v retikuloendoteliální buňce sleziny; 10–11 – meronti ve slezině; 12 – merozoiti v erythrocytech; 13 – gametocyty; 14 – makrogameta; 15 – exflagelace mikrogamety; 16 – oplodnění makrogamety; 17 – ookinet penetrující střevo; 18 – oocysta; 19–20 – sporogonie; 21 – sporozoiti ve slinných žlázách (Valkiūnas, 2005).

Existují určité odlišnosti ve vývoji rodu *Haemoproteus* v tiplíkovi a kloši. Oocysty v tiplíkovi nepřesahují 20 µm v průměru a obsahují pouze jedno germinální centrum pro vývoj maximálně 100 sporozoitů (Valkiūnas, 2005). Sporogonie v tiplíkovi je rychlejší, trvá maximálně 10 dní, což koreluje s gonotrofickým cyklem tiplíka (Fallis a Bennett, 1961; Valkiūnas, 2005). Sporozoiti jsou často delší než 10 µm (Fallis a Bennett, 1961).

V gametocytech se trávením hemoglobinu tvoří hemozoin (malarický pigment) shlukující se do granul zlatohnědé až černé barvy. Tyto struktury jsou důležité pro určování druhu rodu *Haemoproteus* pod mikroskopem (Valkiūnas, 2005).

3.1.1.3 *Haemoproteus* jako patogen

Haemoproteus je poměrně benigní parazit, většina infekcí u ptačích hostitelů probíhá asymptomaticky. Vážné příznaky a úmrtí jsou vzácnější, ne však ojedinělé (Bennett a Krecek, 1993). Zvláště u neadaptovaných ptáků je průběh vážnější a mortalita vyšší. Patogenita rodu *Haemoproteus* obecně závisí na imunologické naivitě hostitele, míře parazitémie a schopnosti druhu tvořit megalomeronty. Chronická infekce vede k rezistenci k superinfekci, reinfekce u vyléčených ptáků je možná (Ahmed a Mohammed, 1978).

Pěvci (Passeriformes) v Severní Americe infikovaní rodem *Haemoproteus* umírali zejména v důsledku masivního krvácení do jater a nekrózy jater spojené s výskytem megalomerontů. Zvětšená slezina byla výsledkem imunitní reakce hostitele. Časté byly také zánětlivé patologie srdce a tepen (endokarditida, epikarditida, myokarditida a endarteritida). Jinak časté svalové léze zde nebyly pozorovány (Donovan a kol., 2008).

H. masoni (syn. *H. meleagridis*) je běžný v populacích divokých i domácích krocanů v USA. U zemřelých krocanů divokých (*Meleagris gallopavo*) byli nalezeni megalomeronti v prsních svalech. Okolní svalová vlákna vykazovala známky dystrofické kalcifikace a nekrózy. Příčina úmrtí však nebyla zjištěna (Atkinson a Forrester, 1987).

U experimentálně infikovaných krůt domácích (*Meleagris gallopavo f. domestica*) druhem *H. masoni* se projevil úbytek na váze, menší vzrůst a splenomegalie. Megalomeronti v kosterní svalovině způsobili akutní myositidu a s tím pravděpodobně spojenou ochablost a anorexii. Při vysoké parazitémii byly časté koinfekce bakteriálními či plísňovými onemocněními. V závislosti na dávce pak byla nákaza smrtelná, absence zvětšené sleziny naznačuje selhání imunitního systému (Atkinson a kol., 1988).

Posmrtná pitva holuba krvavého (*Gallicolumba luzonica*) nakaženého druhem *H. columbae* odhalila nekrotické léze ve svalech prsou, křídel a stehen, jež byly důsledkem přítomnosti megalomerontů. Ti se nacházeli také ve svalovině srdce a žaludku. Rozsáhlé poškození tkáně bylo pravděpodobně příčinou úmrtí (Bennett a Krecek, 1993).

Haemoproteus lophortyx u křepele virginského (*Colinus virginianus*) se klinicky projevuje ztrátou rovnováhy a potížemi s pohybem. Hemolýza napadených erytrocytů ve slezině způsobuje anémii a celkovou slabost a je pravděpodobně příčinou mortality. Megalomeronti se nachází ve svalech steh a zad, v těžkých případech v prsních a šikmých břišních svalech, a jsou příčinou svalové dysfunkce (Cardona a kol., 2002).

Experimentálně nakažená mláďata pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) druhem *H. belopolnyi* vykazovala nižší hmotnost oproti nenakažené kontrole. Žádné klinické projevy ani úmrtí však nebyly pozorovány. Snížená váha ale v přírodě může mít negativní vliv na fitness jedince a jeho schopnost přežít (Valkiūnas a kol., 2006).

V Evropě byla zaznamenána vysoká úmrtnost exotických papoušků v důsledku nákazy druhem *H. minutus*. Parazit, jehož přirozeným mezihostitelem je kos černý (*Turdus merula*) a drozd zpěvný (*Turdus philomelos*), u neadaptovaných ptáků vytvářel megalomerontní stádia v myokardu (Ortiz-Catedral a kol., 2019).

U tučňáků (Sphenisciformes) se *Haemoproteus* téměř nevyskytuje. Nedávná studie ale poprvé popisuje kompletní gametocytogenezi *H. lae* v tučňácích v japonských zoologických zahradách, takže mohou být infekční pro vektory. Šířit se tak teoreticky může i mezi tučňáky bez rezervoáru v jeho přirozeném hostiteli, rackovi japonském (*Larus crassirostris*) (Inumaru a kol., 2020). V důsledku změn klimatu v posledních letech začal *Haemoproteus* spp. také ohrožovat populace tučňáka nejmenšího (*Eudyptula minor*) v jihozápadní Austrálii (Cannell a kol., 2013).

Smrtelný byl i nedávný případ nákazy sovice sněžní (*Bubo scandiacus*), chované v zoologické zahradě v Japonsku. Pták vykazoval známky anorexie, zvracení, anémie a dysfunkce levé nohy, která byla způsobena megalomeronty v kosterní svalovině. Neznámý druh parazita byl blízkce příbuzný druhu *H. noctuae* a byl zařazen do podrodu *Parahaemoproteus*, což naznačuje, že byl přenesen z volně žijících ptáků tiplíky rodu *Culicoides* (Yoshimoto a kol., 2021).

3.1.1.4 Tiplíci jako přenašeči

Vůbec poprvé byl vývoj rodu *Haemoproteus* v tiplíkovi popsán u druhu *Culicoides sphagnumensis*. Fallis a Bennett (1960) popsali druh *H. masoni* (syn. *H. canachites*) z krve tetřívka

kanadského (*Falcipennis canadensis*). Parazit dokončil vývoj v infekční sporozoity v *C. sphagnumensis*, což bylo ověřeno mikroskopicky a experimentálním nakažením jeřábků kanadských (*Bonasa umbellus*).

Díky mikroskopii byla kompletní sporogonie jedinců rodu *Haemoproteus* potvrzena u 13 druhů tiplíků (Tabulka 2): *C. downesi* (Fallis a Wood, 1957), *C. crepuscularis*, *C. sphagnumensis* (který se vyskytuje i v Evropě) a *C. stilobezzioides* v Kanadě (Bennett a Fallis, 1960), *C. edeni*, *C. hinmani*, *C. arboricola* (Atkinson a kol., 1983), *C. haematopotus* a *C. knowltoni* na Floridě (Atkinson a kol., 1988), *C. bottimeri* v Kalifornii (Mullens a kol., 2006), *C. impunctatus* (Valkiūnas a kol., 2002) a *C. nubeculosus* u Baltského moře v Rusku (Bukauskaitė a kol., 2015) a *C. kibunensis* v Litvě (Bernotienė a kol., 2019; Žiegytė a kol., 2021).

Pomocí PCR metod byl *Haemoproteus* detekován v osmi dalších druzích rodu *Culicoides* – *C. alazanicus*, *C. festivipennis* a *C. circumscriptus* v Bulharsku (Bobeva a kol., 2014), *C. pictipennis* a *C. scoticus* v Německu (Santiago-Alarcon a kol., 2013), *C. segnis* v ČR (Synek a kol., 2013) a *C. punctatus* a *C. obsoletus* v Litvě (Bernotienė a kol., 2019). To ovšem neznamena, že jsou i přirozenými přenašeči, jelikož samotná přítomnost DNA nedokazuje schopnost prvoka dokončit vývoj v infekční stádium, sporozoita. Jsou to tedy jen možní přenašeči.

V České republice byl *Haemoproteus* detekován ve třech druzích tiplíků: *C. kibunensis* (*H. minutus*, *H. homominutus*), *C. segnis* (*H. magnus*, *H. homominutus*) a *C. festivipennis* (*H. minutus*). Prevalence u odchycených jedinců činila u *C. kibunensis* 51,6 %, u *C. segnis* 88,9 % a u *C. festivipennis* 12,5 %. *H. minutus* a *H. magnus* se nacházeli i v jejich přirozených ptačích hostitelích, *H. minutus* v pěvušce modré (*Prunella modularis*) a kosovi černém (*Turdus merula*) a *H. magnus* v krvi hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*). Je proto možné, že zmíněné druhy *Culicoides* jsou přirozenými vektory těchto prvoků (Synek a kol., 2013).

Celkem 13 druhů rodu *Haemoproteus* (*H. attenuatus*, *H. belopolskyi*, *H. handai*, *H. hircinensis*, *H. homopalloris*, *H. lanii*, *H. minutus*, *H. motacillae*, *H. noctuae*, *H. nucleocondensus*, *H. pastoris*, *H. syrni*, *H. tartakovskyi*) je schopno využívat *C. nubeculosus* jako vektor. Stejný počet druhů (*H. balmorali*, *H. belopolskyi*, *H. dolniki*, *H. fringillae*, *H. lanii*, *H. majoris*, *H. minutus*, *H. motacillae*, *H. noctuae*, *H. nucleocondensus*, *H. pallidus*, *H. parabelopolskyi*, *H. tartakovskyi*) se úspěšně vyvíjí v *C. impunctatus*. Tito v Evropě hojní tiplíci jsou proto nejspíše jedněmi z nejdůležitějších přenašečů. Některé druhy rodu *Haemoproteus* jsou vůči vektorům generalisté, zatímco jiné se na určitého přenašeče specializují (Martínez-de la Puente a kol., 2011).

H. laeae, *H. tinnunculi*, *H. brachiatus*, *H. homogeneae*, *H. homopicae*, *H. homominutus* a *H. parahirundinis* byli fylogeneticky zařazeni do podrodu *Parahaemoproteus*. Je tedy pravděpodobné, že rod *Culicoides* je jejich přirozeným vektorem (Valkiūnas a kol., 2019, 2020; Inumaru a kol., 2020), nicméně experimentální důkazy chybí.

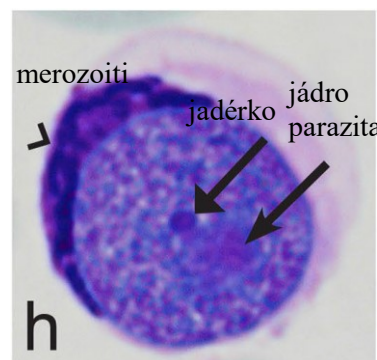
Tabulka 2 Seznam druhů rodu *Haemoproteus* přenášených tiplíky na ptáky dle Bukauskaitė a kol. (2019b), upraveno dle Mullens a kol. (2006), Chagas a kol. (2018, 2019), Bukauskaitė a kol. (2019a) a Žiegytė a kol. (2020, 2021).

druh <i>Haemoproteus</i>	vektor rodu <i>Culicoides</i>
<i>H. attenuatus</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>H. balmorali</i>	<i>C. impunctatus</i>
<i>H. belopolskyi</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. nubeculosus</i>
<i>H. danilewskii</i>	<i>C. arboricola</i> , <i>C. crepuscularis</i> , <i>C. downesi</i> , <i>C. edeni</i> , <i>C. knowltoni</i> , <i>C. sphagnumensis</i> , <i>C. stilobezzioides</i>
<i>H. dolniki</i>	<i>C. impunctatus</i>
<i>H. fringillae</i>	<i>C. crepuscularis</i> , <i>C. impunctatus</i> , <i>C. sphagnumensis</i> , <i>C. stilobezzioides</i>
<i>H. handai</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>H. hirundinis</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>H. homopalloris</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>H. lanii</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. nubeculosus</i>
<i>H. lophortyx</i>	<i>C. bottimeri</i>
<i>H. majoris</i>	<i>C. impunctatus</i>
<i>H. masoni</i>	<i>C. arboricola</i> , <i>C. edeni</i> , <i>C. haematopotus</i> , <i>C. hinmani</i> , <i>C. knowltoni</i> , <i>C. sphagnumensis</i>
<i>H. minutus</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. kibunensis</i> , <i>C. nubeculosus</i>
<i>H. motacillae</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. nubeculosus</i>
<i>H. nettionis</i>	<i>C. downesi</i>
<i>H. noctuae</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. nubeculosus</i>
<i>H. nucleocondensus</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. nubeculosus</i>
<i>H. pallidus</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. kibunensis</i>
<i>H. parabelopolskyi</i>	<i>C. impunctatus</i>
<i>H. pastoris</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>H. syrnii</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>H. tartakovskyi</i>	<i>C. impunctatus</i> , <i>C. nubeculosus</i>
<i>H. velans</i>	<i>C. sphagnumensis</i> , <i>C. stilobezzioides</i>

3.1.2 *Leucocytozoon*

3.1.2.1 Obecná charakteristika

Leucocytozoon (Obrázek 6) se taxonomicky řadí do kmene Apicomplexa, třídy Aconoidasida, řádu Haemosporida a čeledi Leucocytozoidae (Schoch a kol., 2020). Podle vektora se dále může dělit na dva podrody: *Leucocytozoon* přenášený muchničkami čeledi Simuliidae a *Akiba* šířící se pomocí tiplíků rodu *Culicoides* (Hsu a kol., 1973). Bennett a kol. (1965) sice navrhovali vytvoření samostatného rodu *Akiba* o jednom druhu, toto rozdělení se však neužilo.



Obrázek 6 *Leucocytozoon* v ptačím erytrocytu. Převzato a upraveno dle Valkiūnas a Iezhova (2018).

Do podrodu *Akiba* patří jako jediný *L. caulleryi*, který přenáší druhy *C. arakawae* (Akiba, 1960), *C. circumscriptus*, *C. odibilis* a *C. schultzei* (Santiago-Alarcon a kol., 2012b). To, že se *L. toddi* šíří i ve velkých vzdálenostech od tekoucí vody (muchničky potřebují tekoucí vodu k rozmnožování a vývoji) a oblastech, kde se snadno udržuje vlhkost, však naznačuje, že vektorem, či alespoň alternativním vektorem, i tohoto druhu by mohl být tiplík (Ashford a kol., 1991). U tiplíků však *L. toddi* nikdy nebyl detekován.

Leucocytozoon je celosvětově rozšířený, nenachází se pouze v oblastech, kde se nevyskytuje jeho hmyzí vektor (Fallis a kol., 1974). Mezihostiteli jsou ptáci, především z řádů pěvci (Passeriformes), hrabaví (Galliformes), vrubozobí (Anseriformes), dravci (Falconiformes) a sovy (Strigiformes); dále měkkozobí (Columbiformes), pštrosi (Struthioniformes), veslonoží (Pelecaniformes), brodiví (Ciconiiformes), kukačky (Cuculiformes), srostloprstí (Coraciiformes), krátkokřídlí (Gruiformes), dlouhokřídlí (Charadriiformes), turakové (Musophagiformes), lelkové (Caprimulgiformes) (Fallis a kol., 1974) a tučňáci (Sphenisciformes) (Fallis a kol., 1976).

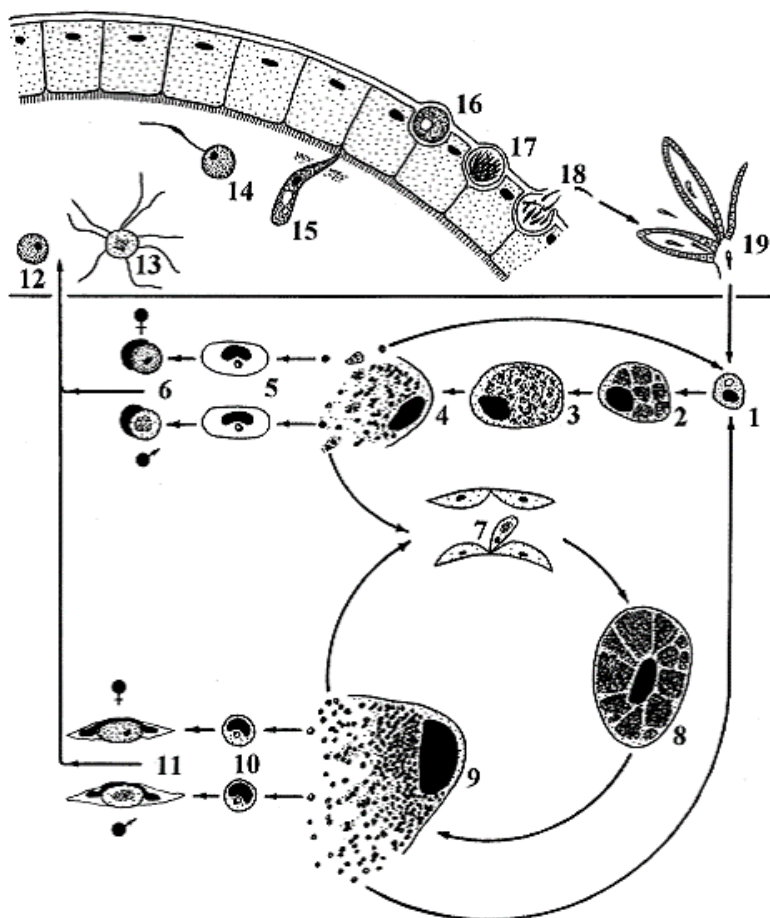
3.1.2.2 Životní cyklus

Životní cyklus rodu *Leucocytozoon* se nijak zásadně neliší od ostatních „hemosporidií“. Následující text popisuje životní cyklus nejprozkoumanějšího druhu – *L. simondi* (Obrázek 7).

Sporozoiti jsou spolu se slinami vektora injikováni do krve ptačího mezihostitele. V hepatocytech se sporozoiti nepohlavně dělí v syncytiální meronty první generace (Valkiūnas, 2005), a z nich, do pěti dnů (Fallis a kol., 1951), vznikají jednotliví merozoiti (již s jedním jádrem), kteří napadají další hepatocyty nebo dají vzniknout megalomerontům. Kulatí merozoiti proniknou do erytrocytů, kde proběhne gametocytogeneze (Valkiūnas, 2005). Prepatentní perioda (období mezi infekcí a objevem gametocytů v krvi) trvá přibližně pět až šest dní (Fallis a kol.,

1956). Gametocyty jsou asociovány s jádry červených krvinek, což je pro *Leucocytozoon* charakteristické; tyto buňky i orgány jsou pak zvětšené a deformované (kulaté erytrocyty, zakřivené jádro) (Valkiūnas, 2005).

Ve střevě hmyzího vektora se gametocyty mění na samčí mikrogamety a samičí makrogamety, které splynou v zygotu. Ta se v řádu několika hodin změni na pohyblivý ookinet, pronikne skrze střevní epitel a zacystuje se pod bazální laminou (větší část ookinetu je ale mezi buňkami) v oocystu. Zralí sporozoiti se přes haemocoel dostanou do slinných žláz hmyzu a při dalším sání mohou infikovat ptačího meziphostitele (Valkiūnas, 2005).



Obrázek 7 Vývojový cyklus rodu *Leucocytozoon* (*L. simondi*). 1 – sporozoit (případně merozoit) v hepatocytu; 2–4 – hepatičtí meronti; 5 – merozoiti v erytrocytech; 6 – gametocyty v kulatých buňkách (erytrocyty); 7 – syncytium či merozoit v retikulo-endoteliální buňce; 8–9 – megalomeronti; 10 – merozoiti v leukocytech; 11 – gametocyty ve vřetenovitých buňkách (leukocyty); 12 – makrogameta; 13 – exfagelace mikrogamety; 14 – oplodnění makrogamety; 15 – ookinet penetrující střevo; 16 – oocysta; 17–18 – sporogonie; 19 – sporozoiti ve slinných žlázách (Valkiūnas, 2005).

Někdy, pokud jsou meronti některých druhů (např. *L. caulleryi*, *L. danilewskyi*, *L. sakharoffi*, *L. simondi*) fagocytováni makrofágy, mohou vznikat megalomeronti (meronti druhé generace) dosahující až 400 μm . Z nich se po pěti dnech uvolní stovky tisíc merozoitů, kteří napadnou bílé krvinky. Podobně jako v erytrocytech zde probíhá gametocytogeneze, infikované leukocyty jsou však vřetenovitého tvaru (Valkiūnas, 2005). Megalomeronti se nejčastěji vyskytují ve

slezině a lymfatických uzlinách, dále v kosterní svalovině, hladké svalovině žaludku a střev, v průdušnicích, gonádách, perikardu a Fabriciově burze (Desser, 1967). Jsou zdrojem chronické infekce, jednou infikovaní ptáci relapsují každé jaro v období páření (což je také doba, kdy se objevují první vektorů; zároveň jsou čerstvě vyhlá mláďata vhodná pro početí nového cyklu parazita). Tvorba nových merozoitů je stimulována pohlavními hormony (Chernin, 1952; Valkiūnas, 2005). Meronti se po relapsu nacházejí v plicích a místo typického kulatého mají protáhlý tvar (Desser a kol., 1968).

To, v jakých buňkách se vyvíjí gametocyty, je druhově specifické. Některé druhy dávají přednost erytrocytům (např. *L. dubreui*, *L. fringillinarum*, *L. majoris*), jiné leukocyům (např. *L. neavei*, *L. sousadiasi*), další preferenci nemají (např. *L. danilewskyi*, *L. lovati*, *L. simondi*) (Valkiūnas, 2005).

Leucocytozoon dokáže hemoglobin zcela strávit, proto netvoří malarický pigment (hemozoin). Gametocyty však tvoří „pseudopigment“ (valutin), lehce opaleskující inkluze (Valkiūnas, 2005).

Jelikož je *L. caulleryi* jako jediný přenášen tiplíky rodu *Culicoides*, má ve svém vývoji určité odlišnosti. Vývoj merontů zde probíhá v endotelních buňkách kapilár, merozoiti jsou podlouhlého tvaru (dlouzí 7 μ m), megalomeronti se vyvíjí extracelulárně a gametocyty se objevují kolem dvou týdnů od infekce (Valkiūnas, 2005). *L. caulleryi* tedy sdílí jisté podobnosti v životním cyklu s rodem *Haemoproteus*.

3.1.2.3 *Leucocytozoon* jako patogen

Leucocytozoon je původcem ptačí choroby zvané leukocytozoonóza. Zatímco anémie se v nějaké míře vyskytuje často, další klinické příznaky a mortalita většinou závisí na schopnosti druhu tvořit megalomeronty (Desser a Ryckman, 1976).

L. simondi napadá vrubozobé ptáky (Anseriformes) v Severní Americe. Infekce *L. simondi* v kachnách jsou spojovány se silnou anémií (přispívající k mortalitě), která ale nekoreluje s parazitérií (Kocan a Clark, 1966). Příčinou anémie tedy není pouze erytrofagocytóza či hemolýza parazitem jako u infekcí např. rodem *Haemoproteus*. Tento druh má totiž schopnost uvolňovat antierytrocytární protilátky do krevního oběhu, které lyzují i nenapadené erytrocyty. Přežití ptáka pak také závisí na rychlosti doplňování zničených buněk erytropoézou (Kocan, 1968). Anémie se začíná objevovat čtvrtý den od infekce, maxima dosahuje 10.–12. den a do normálu se hematokrit vrací 15. den (Khan a Fallis, 1968; Kocan, 1968; Maley a Desser, 1977). Úmrtnost bývá nejvyšší 12. den, což odpovídá maximu anémie a erupci megalomerontů, kteří poškozují tkáň srdce, ledvin a mozku (Maley a Desser, 1977).

Kromě anémie patří mezi klinické příznaky u ptáků nakažených *L. simondi* letargie, ztráta chuti k jídlu, průjem, ztížené dýchání, křeče a smrt (*O'Roke, 1934; cit. dle Fallis a kol., 1974). Letargie a nehybnost zvířete nejspíše dovoluje muchničkám nerušeně sát a prvokovi efektivněji se šířit (Fallis a Bennett, 1966). Proti megalomerontům se organismus brání fagocytózou, zá-
nětem či encystací, která často vede k nekróze (Cowan, 1957). Divoké kachny mívají méně vážný průběh než domestikované (Khan a Fallis, 1968). Podobně je to i u hus, avšak klinické příznaky jsou u nich obecně slabší, pravděpodobně vzhledem k absenci megalomerontů (Desser a Ryckman, 1976), u housat ale bývá taková nákaza smrtelná (Herman a kol., 1975).

Infekce *L. smithi* v krocanech způsobuje lehký zápal plic v důsledku ucpání alveolárních kapilár gametocyty (Siccardi a kol., 1974), dále anorexii, ochablost, ztrátu koordinace a křeče předcházející smrt (Wehr, 1962). Napadení ptáci měli zvětšenou slezinu a lymfatickou tkáň (Siccardi a kol., 1974). Jarní relapsy pravděpodobně nejsou pro cyklus *L. smithi* důležité (Alverson a Noblet, 1977). U tohoto druhu nebylo nalezeno stádium megalomeronta (Wehr, 1962; Steele a Noblet, 1992).

Zvláštností nákazy *L. fringillinarum* u izraelských vrabců domácích (*Passer domesticus biblicus*) je, že parazit není detekovatelný v periferní krvi, pouze v té útrobní, což může ztížit diagnostiku. Do periferní krve se gametocyty pravděpodobně přesouvají pouze v období aktivity vektorů. Patogenita je důsledkem ucpání cév hypertrofickými erytrocyty napadených gametocyty parazita, které vede k nekróze jater a ledvin. Anémie v tomto případě není častá (Gill a Paperna, 2005).

U mládřat vzácného mauricijského holuba růžového (*Columba mayeri*) je příčinou mortality *L. marchouxi*. Jeho gametocyty se nacházejí zejména v játrech, plicích, ledvinách a slezině. Tento druh je také schopen tvorby megalomerontů přítomných hlavně ve slezině, dále v játrech, slinivce břišní, srdci, ledvinách a střevě. Posmrtná pitva těchto ptáků odhalila akutní nekrotizující hepatitidu, akutní tubulární nekrózu a krvácení do myokardu (Peirce a kol., 1997).

L. toddi nebývá považován za patogenní druh, u amerických orlů bělohlavých (*Haliaeetus leucocephalus*) ale způsobuje anémii a úbytek na váze (Stunt a kol., 1999). U britských krahujců obecných (*Accipiter nisus*) je příčinou úbytku na váze a mortality mládřat (Ashford a kol., 1991).

Leucocytozoon spp. byl nalezen v krvi ohroženého tučňáka žlutookého (*Megadyptes antipodes*), endemitního pro Nový Zéland. Je možné, že tento prvok a jeho megalomerontní stádia výrazně přispívají k nízké reprodukční úspěšnosti a mortalitě mládřat (Hill a kol., 2010).

Mezi patogenní druhy patří i *L. caulleryi*. Jelikož je to jediný druh přenášený tiplíky, věnuji se mu zvlášť v následující kapitole.

3.1.2.4 *Leucocytozoon caulleryi* a přenos tiplíky

Leucocytozoon caulleryi je jediný druh z rodu *Leucocytozoon*, který je přenášen tiplíky rodu *Culicoides*, a je tak jediným zástupcem podrodu *Akiba*. Vyskytuje se v jižní a jihovýchodní Asii (Valkiūnas, 2005), kde jako vektora a definitivního hostitele využívá tiplíky *C. arakawae* (Akiba, 1960) a *C. circumscriptus*, úspěšně se vyvíjel i v experimentálně nakažených *C. odibilis* a *C. schultzei* (Santiago-Alarcon a kol., 2012b). Mezihostitelem je pouze kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*) (*Morii a Kitaoka, 1971; cit. dle Morii, 1992). *C. arakawae* je běžným druhem v Japonsku, Koreji, Malajsii či na Taiwanu v okolí drůbežích farem. Akiba (1960) ve svém experimentu nechal různý hmyz sát na nakažených kuřatech, další ptáky však dokázal nakazit pouze pomocí *C. arakawae*. Alternativními vektory byli určeni *C. circumscriptus*, *C. odibilis* a jinak mamaliofilní *C. schultzei* (*Morii a kol., 1965; cit. dle Santiago-Alarcon a kol., 2012b). Výskyt parazitů rodu *Leucocytozoon* i v oblastech, ve kterých se nenachází muchničky, lze tedy pravděpodobně vysvětlit přenosem tiplíky (Santiago-Alarcon a kol., 2012b).

Leukocytozoonóza, způsobená tímto parazitem, má velký ekonomický dopad na asijské země, jelikož je velmi infekční a způsobuje vysokou mortalitu (Goto a kol., 1966) a sníženou produkci vajec (Nakamura a kol., 1997; Lee a kol., 2016). *C. arakawae* je dokonce schopen nakazit kuřecí embrya skrz skořápku vejce (Takamatsu a kol., 1978).

U kura infikovaného *L. caulleryi* lze pozorovat bledost spojenou s vážnou anémií, slabost, podvyživenost, apatii, průjem zelené barvy, křeče a vysokou úmrtnost (až 70 %). Megalomeronti se nacházejí v játrech, slezině, ledvinách, srdci, slinivce břišní, plicích, orgánech trávicí soustavy, mozku, brzlíku, Fabriciově burze, orgánech rozmnožovací soustavy a prsních svalech. Jsou příčinou otoků a rozsáhlého vnitřního krvácení do peritoneální dutiny, pod vazivové pouzdro ledvin a do subdurálního prostoru. Četné petechie jsou viditelné pod kůží, na svalech i vnitřních orgánech (játra, ledviny, slinivka břišní, brzlík a Fabriciova burza). V plicích se hromadí sražená krev (Goto a kol., 1966). Výskyt a závažnost některých příznaků je však závislý na počáteční dávce parazita i na věku ptáka, starší jedinci jsou odolnější než kuřata (Miura a kol., 1973).

Meronti a hlavně megalomeronti se u slepic nacházejí i v orgánech pohlavní soustavy (zejména v děloze), kde způsobují atrofii sekrečních žláz a degeneraci folikulů. To, spolu se stresem z infekce (vliv ale mohou mít i koinfekce s patogeny, kteří také ovlivňují produkci vajec), vede k snížení až zastavení produkce 10–14 dní od nákazy a měkkosti vajec, která postrádají vnější kalcifikovanou vrstvu. K měkkosti vajec nemusí docházet vždy. Pokud je vysoká

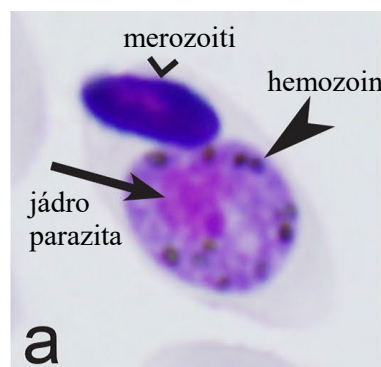
počáteční dávka parazita, dojde k úplnému zastavení produkce vajec v důsledku masivního poškození vaječníků (Nakamura a kol., 1997, 2001; Lee a kol., 2016).

Jak už jsem zmiňovala, závažnost příznaků a mortalita závisí na množství inokulovaných sporozoitů a kmeni, ze kterého pochází. Pokud pták prvotní infekci *L. caulleryi* přežije a plně se zotaví, je pak většinou zcela rezistentní k reinfekci, bez ohledu na kmen parazita (Morii a kol., 1986, 1989).

3.1.3 *Plasmodium*

3.1.3.1 Obecná charakteristika

Rod *Plasmodium* (Obrázek 8) taxonomicky spadá do kmene Apicomplexa, třídy Aconoidasida, řádu Haemosporida a čeledi Plasmodiidae (Schoch a kol., 2020). Rod *Plasmodium* se rozděluje do celkem 14 podrodů podle morfologie a hostitelů – *Plasmodium*, *Laverania*, *Vinckeia*, *Bennettinia*, *Giovannolaia*, *Haemamoeba*, *Huffia*, *Novyella*, *Asiamoeba*, *Carinamoeba*, *Lacertamoeba*, *Ophidiella*, *Paraplasmodium* a *Sauramoeba* (Perkins, 2014).



Obrázek 8 *Plasmodium* v ptačím erytrocytu. Převzato a upraveno dle Valkiūnas a Iezhova (2018).

Tento celosvětově rozšířený rod je přenášen komáry rodů *Culex*, *Aedes*, *Culiseta*, *Anopheles*, *Conquillettidia* a *Mansonia* (Valkiūnas, 2005; Njabo a kol., 2011). Napadá savce, ptáky i plazy. Savčí plasmodia využívají jako vektory výhradě komáry rodu *Anopheles* (Čepička a kol., 2007). Na ptačích hostitelích parazituje 55 druhů rodu *Plasmodium* (Valkiūnas a Iezhova, 2018) z pěti podrodů – *Bennettinia*, *Giovannolaia*, *Haemamoeba*, *Huffia* a *Novyella* (Perkins, 2014).

Plasmodium je významný lidský patogen. Druhy *P. falciparum*, *P. malariae*, *P. ovale*, *P. vivax* a *P. knowlesi* jsou původci lidské malárie. *P. falciparum* způsobuje nejnebezpečnější formu malárie s nepravidelnou periodicitou záchvatů (Čepička a kol., 2007).

Protože dosud nebyl prokázán přenos rodu *Plasmodium* tiplíky, tento rod zde pouze zmiňuji a nevěnuji se mu podrobněji.

3.1.3.2 Tiplicí jako možní přenašeči

Tiplicí v současné době nejsou považováni za přirozené vektory krevních parazitů rodu *Plasmodium*. Výjimkou je plazi druh *P. agamae* přenášený tiplíkem *C. nubeculosus* (Petit a kol., 1983).

Pomocí PCR byla detekována DNA *P. relictum* a *P. vauhani* v abdomenu krví nasátých tiplíků *C. alazanicus*, *C. paolae*, *C. impunctatus*, *C. kibunensis* a *C. reconditus* (Bobeva a kol., 2014; Veiga a kol., 2018; Nourani a kol., 2020; Žiegytė a kol., 2021). Bernotienė a kol. (2019) amplifikací DNA izolované z thorakální oblasti hmyzu objevili *P. relictum* v *C. obsoletus* a *C. scoticus*, *P. circumflexum* v *C. scoticus* a *P. matutinum* v *C. impunctatus*. Další studie, které analyzovaly nasáté a parní samice tiplíků, odhalily možnou roli *C. festivipennis*, *C. kibunensis*, *C. pictipennis*, *C. simulator* a *C. truncorum* v transmisi tohoto prvoka (Martínez-de la Puente a kol., 2011; Santiago-Alarcon a kol., 2012a).

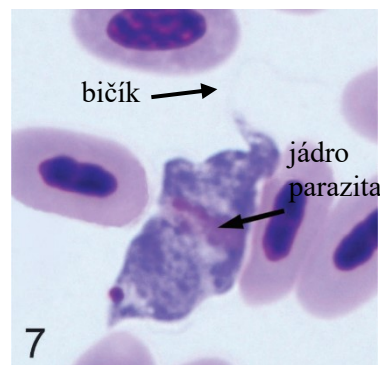
Samotný nálezn DNA není potvrzením tiplíka jako přenašeče. Aby mohlo *Plasmodium* infikovat dalšího hostitele, musí být schopno v tiplíkoví dokončit sporogonii, což prokázáno nebylo. *Plasmodium* spp. v tiplících nejspíše prochází jen abortivním vývojem (Valkiūnas, 2011). Generalistické druhy, jako právě *P. relictum*, schopné vývoje v mnoha druzích komárů, se pravděpodobně mohou vyvíjet v širokém spektru druhů hmyzu. Detekci DNA rodu *Plasmodium* v tiplících lze také vysvětlit amplifikací fragmentů genomu parazita přítomných v nasáté krvi, případně zbytkové krve po defekaci, na druhou stranu by ale endonukleázy v žaludku hmyzu měly takové fragmenty degradovat (Martínez-de la Puente a kol., 2011).

3.1.4 Trypanosoma

3.1.4.1 Obecná charakteristika

Kosmopolitně rozšířený rod *Trypanosoma* (Obrázek 9) se řadí do kmene Euglenozoa, třídy Kinetoplastea, řádu Trypanosomatida a čeledi Trypanosomatidae (Schoch a kol., 2020). Rod se dále dělí na dvě skupiny podle vývoje v hmyzím vektoru – *Salivaria*, kteří se vyvíjí v přední části trávicí soustavy a šíří se inokulací při sání nebo pouze mechanicky, a *Stercoraria* procházející vývojem v zadní části střeva a šířící se kontaminativně pomocí výkalů (Roberts a kol., 2013). Do stejné čeledi, jako *Trypanosoma*, patří i další významní jednobuněční parazité, z nichž nejdůležitější je rod *Leishmania*, jenž napadá i člověka a je přenášen dvoukřídlým hmyzem rodu *Phlebotomus* a *Lutzomyia* (Čepička a kol., 2007).

Většina druhů rodu *Trypanosoma* patří mezi dixenní Trypanosomatida, to znamená, že má dvouhostitelský životní cyklus a k vývoji potřebuje hmyzího definitivního hostitele a obratlovčího mezhohostitele. Některé trypanosomy, např. *T. equiperdum* a *T. evansi*, ale nevyžadují vývoj v hmyzím přenašeči a šíří se mechanicky (Roberts a kol., 2013), *T. equiperdum* se jako jediný



Obrázek 9 *Trypanosoma everetti*. Převzato a upraveno dle Valkiūnas a kol. (2011).

druh šíří pohlavním stykem (Brun a kol., 1998). *Trypanosoma* využívá široké spektrum vektorů, od ploštic po komáry, krevsající mouchy tse-tse či dokonce upíry (Hoare, 1965) a pijavky (Siddall a Dessler, 1992). Pták se však může nakazit i požitím vektora, u *T. culicavium* je to hlavní způsob přenosu (Votýpka a kol., 2012).

Trypanosomy jsou velmi významnými patogeny. Pro člověka jsou nejdůležitější *T. brucei gambiense* a *T. brucei rhodesiense* způsobující spavou nemoc v Africe (v tzv. glosinovém pásu) a *T. cruzi*, která je původcem Chagasovy choroby v Jižní Americe. Z hospodářského hlediska mají velký význam *T. brucei brucei* vyvolávající nemoc nagana u dobytka, *T. evansi* s nemocí surra u kopytníků a *T. equiperdum* je původcem choroby dourina u koní a oslů. Všechna tato onemocnění mohou být bez léčby smrtelná (Roberts a kol., 2013).

3.1.4.2 Životní cyklus

Rod *Trypanosoma* ve svém vývoji prochází čtyřmi základními morfologicky odlišnými stádii (jejich výskyt a počet se však liší druh od druhu) – vnitrobuněčný amastigot (kulatá forma zdánlivě bez bičíku) a volně se vyskytující protáhlé formy promastigot (bičík a kinetoplast v přední části těla), epimastigot (přední bičík, báze bičíku a kinetoplast těsně před nebo vedle jádra, krátká undulující membrána) a trypomastigot (přední bičík, báze bičíku a kinetoplast za jádrem, dlouhá undulující membrána) (Čepička a kol., 2007). Životní cyklus se lehce liší u skupin Salivaria a Stercoraria.

Salivaria (např. *T. brucei*, ptačí trypanosomy) se přenáší inokulativně při krmení přenašeče na obratlovce. Infekční metacyklickí trypomastigoti se v krvi hostitele začnou rychle asexuálně množit a mohou být opět nasáti hmyzem. Vývoj ve vektoru probíhá ve střevě a je dokončen v přední části trávicí soustavy. Některé druhy těchto trypanosom se díky ztrátě závislosti na vývoji v mouše tse-tse (*Glossina*) mohly začít šířit kontaminativně i mimo Afriku (např. *T. evansi*, *T. equiperdum*) (Čepička a kol., 2007).

U skupiny Stercoraria (např. *T. cruzi*) se přenos uskutečňuje kontaminativně zanesením metacyklických trypomastigotů, nacházejících se ve výkalech hmyzu, do ranky. V obratlovčí krvi se opět rychle pomnoží a čeká na nasátí přenašečem. V něm se vývoj dokončuje v zadní části střeva (Čepička a kol., 2007).

U ptáků se po inokulaci *T. avium* metacyklickí trypomastigoti přesunou do lymfatického systému, kde se zvětšují, a v periferní krvi se trypanosomy objeví do 24 hodin (Baker, 1956), jiná studie však pozorovala prepatentní periodu 19 dní (Svobodová a kol., 2017). Po počáteční maximální parazitémii se počet parazitů v krvi začne postupně snižovat. Přibližně po jednom až dvou měsících od nákazy nejsou v krvi detekovatelní (Baker, 1956), další studie uvádí až pět

měsíců (Svobodová a kol., 2017). Trypanosomy se po této době stáhnou do kostní dřeně, kde se pravděpodobně dělí, a v periferní krvi se opět objevují v jarních měsících. Jejich nepřítomnost v periferní krvi pak ztěžuje diagnostiku (Baker, 1956; Stabler a kol., 1966).

3.1.4.3 *Trypanosoma* jako ptačí patogen

U ptačích hostitelů, na rozdíl od savců, nákaza trypanosomami většinou probíhá bez klinických příznaků.

Poprvé byla patogenita ptačích trypanosom popsána u kanárů divokých (*Serinus canaria*) experimentálně inokulovaných druhem *T. bouffardi*. Tkáňové změny se podobaly infekcím trypanosomami u savců. U nakažených ptáků byla patrná zvětšená a překrvená slezina, lymfoidní hyperplasie a fokální myokarditida se známkami myofibrilární degenerace (Molyneux a kol., 1983).

Druhem *T. avium* experimentálně nakažení rýžovníci šedí (*Lonchura oryzivora*) nejevili žádné známky nemoci, i ve fázi nejvyšší parazitémie zůstali aktivní. Několik úmrtí bylo spojeno s velkou počáteční dávkou parazita, která v přírodě není pravděpodobná (Bennett, 1970b). U sokola stěhovavého (*Falco peregrinus*), rarocha velkého (*Falco cherrung*) a rarocha loveckého (*Falco rusticolus*) se ale vyskytovaly klinické příznaky jako nechutenství, ztráta na váze, letargie, potíže s letem, slabost, dyspnoe a smrt (Tarello, 2005).

Trypanosoma spp. zapříčiňuje u čížků žlutých (*Spinus tristis*) zesvětlení barvy peří (Lumpkin a kol., 2014), což může mít negativní vliv na úspěšnost samce v pohlavním výběru a jeho fitness (Hill, 1991).

3.1.4.4 Ptačí trypanosomy a jejich přenos tiplíky

V současnosti je popsáno přibližně 100 ptačích druhů trypanosom, ovšem jen deset z nich bylo řádně molekulárně charakterizováno – *T. anguiformis*, *T. avium*, *T. bennetti*, *T. corvi*, *T. culicavium*, *T. gallinarum*, *T. polygranularis*, *T. naviformis*, *T. thomasbancrofti* a *T. everetti* (Zídková a kol., 2012; Sehgal a kol., 2015; Šlapeta a kol., 2016; Bernotienė a kol., 2020). Bohužel, dodnes je přenos mnoha druhů ptačích trypanosom neznámý. Možný přenos tiplíky je zatím popsán pouze u tří druhů – *T. avium*, *T. bennetti* a *T. everetti* (Tabulka 3). *T. bakeri* není řádně charakterizovaný druh, proto ho v tabulce neuvádím.

Bennett (1961) testoval schopnost tiplíků přenášet ptačí trypanosomy. Protože pokusní ptáci nebyli významně infikováni, považoval tiplíky za občasné, nikoli však důležité, přenašeče. V roce 1970 došel ke stejnému závěru, ačkoli *T. avium* byla schopna vývoje v ornitofilních *C. sphagnumensis* a *C. stilobezzioides*, infikovat pokusné strnadce bělohrdlé (*Zonotrichia albi-*

collis) se ale nedařilo (Bennett, 1970a). Miltgen a Landau (1982) však ve svém pokusu pozorovali vývoj *T. bakeri* v *C. nubeculosus*, který sál na nakaženém papouškovi alexandru švestkovém (*Psittacula roseata*), a úspěšně jím infikovali další ptáky. To potvrdilo možnou roli tiplíků v přenosu ptačích trypanosom.

Pro *T. bennetti* dlouho nebyl znám žádný vektor. V nedávné studii byl demonstrován vývoj *T. bennetti* v *C. nubeculosus* a *C. sonorensis*, kteří sáli krev experimentálně nakažených kanárů divokých (*Serinus canaria*). Avšak infekce dalších kanárů byla možná jen po subkutánní inokulaci. Přirozený přenos inokulací se vzhledem k lokalizaci infekčních stádií ve střevě hmyzu zdá nepravděpodobný. Ve volné přírodě v ČR byla následně *T. bennetti* nalezena pouze v tiplících (ornitofilní *C. alazanicus*, *C. pictipennis*, *C. clastrieri* a *C. festivipennis*) s prevalencí 0,3 %. Ve stejné oblasti byli odchyceni strnadi obecní (*Emberiza citrinella*), drozdi zpěvní (*Turdus philomelos*) a krahujci obecní (*Accipiter nisus*) nakažení stejnými druhy parazitů. To naznačuje, že tiplík slouží jako jediný přirozený přenašeč. Zároveň bylo dokázáno, že *T. avium*, která je běžně přenášena muchničkami rodu *Simulium*, může být přenášena i tiplíkem *C. nubeculosus* (Svobodová a kol., 2017).

T. everetti se vyvíjí v infekční metacyklické trypomastigoty v *C. nubeculosus* a *C. impunctatus*, kteří sáli na přirozeně infikovaných ptácích v Litvě. To pravděpodobně znamená, že tyto druhy tiplíků jsou přirozenými vektory. Prevalence nákazy trypanosomami v odchycených parních samicích tiplíků v přírodě činila 5,6 %, *T. everetti* však u nich nalezena nebyla (Bernotienė a kol., 2020).

Tabulka 3 Souhrn ptačích trypanosom, u kterých je možný přenos tiplíky (Svobodová a kol., 2017; Bernotienė a kol., 2020).

druh trypanosomy	vektor rodu <i>Culicoides</i>
<i>T. avium</i>	<i>C. nubeculosus</i> *
<i>T. bennetti</i>	<i>C. alazanicus</i> , <i>C. clastrieri</i> , <i>C. festivipennis</i> , <i>C. nubeculosus</i> *, <i>C. pictipennis</i> , <i>C. sonorensis</i> *
<i>T. everetti</i>	<i>C. impunctatus</i> *, <i>C. nubeculosus</i> *

* tiplíci, u nichž byla experimentálně potvrzena role vektora

3.2 Helminti

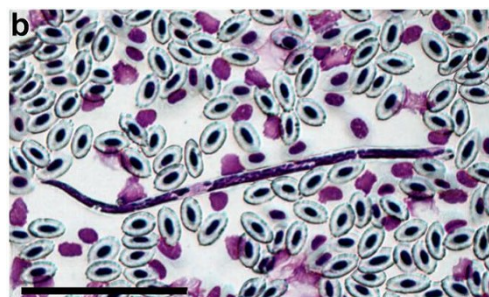
Cizopasní červi, neboli helminti, nejsou ucelená systematická skupina. Označují se tak parazitičtí zástupci několika kmenů: Nematoda a Nematomorpha ze skupiny Ecdysozoa a Platyhelminthes, Acanthocephala a Annelida ze skupiny Lophotrochozoa.

Filárie čeledi Onchocercidae (Nematoda) jsou jedinými helminty, kteří jsou svým životním cyklem vázaní na vektora v podobě krevsajícího hmyzu. Žijí v lymfatických cévách a v podkoží; v krvi se nachází vývojové stádium mikrofilárie.

3.2.1 Onchocercidae

3.2.1.1 Obecná charakteristika

Čeď Onchocercidae (Obrázek 10), z nadčeďi Filarioidea, spadá do řádu Rhabditida, třídy Chromadorea a kmene Nematoda (Schoch a kol., 2020). Na ptácích parazituje přibližně 160 druhů z 16 rodů (Bartlett, 2008).



Obrázek 10 Mikrofilárie rodu *Eufilaria* v ptačí periferní krvi (Binkienė a kol., 2021).

Filárie patří mezi tzv. biohelminty, takže mají složitý vývojový cyklus s více hostiteli a jejich přenos je závislý na vektoru. Krevsající hmyz je v tomto případě mezihostitelem, to znamená, že se filárie v jeho těle nemnoží, ale pouze vyvíjí v další larvální stádia. Definitivními hostiteli, ve kterých probíhá pohlavní rozmnožování, jsou obratlovci (vyjma ryb).

U člověka jsou nejdůležitějšími parazitickými filáriemi rody *Mansonella* (syn. *Dipetalonema*), *Wuchereria*, *Onchocerca*, *Loa* a *Brugia*. Druh *Mansonella ozzardi*, který na člověka přenáší muchničky i tiplice, způsobuje nespecifické symptomy, ovšem jsou hlášeny možné případy numulární keratitidy (Garrido a Campos, 2000); spojitost s tímto druhem však nebyla dostatečně prokázána. Tropická *Wuchereria bancrofti*, přenášená komáry rodů *Culex*, *Aedes*, *Anopheles* či *Mansonia*, vede v chronické fázi k rozvoji tzv. elefantiázy. Podobné symptomy má i asijská *Brugia malayi*. *Onchocerca volvulus*, přenášená muchničkami rodu *Simulium* v tropické Africe a Střední Americe, je původcem depigmentace a atrofie kůže („leopardí kůže“) a onchocerkózy (tzv. říční slepota). *Loa loa* v tropické Africe způsobuje bolestivé otoky a záněty v podkoží, v případě oční formy pak záněty spojivek a potíže se zrakem. Vektory tohoto parazita jsou ovádi rodu *Chrysops* (Horák a Mikeš, 2007).

3.2.1.2 Životní cyklus

Tzv. biohelminti, mezi které filárie patří, se nikdy nenacházejí volně v prostředí. Každé stádium se vyvíjí v hostiteli či mezihostiteli. Filárie se nacházejí v tkáních a krvi, a díky tomu si vyvinuly přenos krevsajícím hmyzem. Jejich vývoj prochází přes vajíčko, čtyři larvální stádia (L1 – L4) a dospělce (Horák a Mikeš, 2007).

Pro obratlovce je infekční larvální stádium L3. Po inokulaci do krve hostitele, larvy migrují krví do lymfatických žláz či podkoží, kde se vyvinou přes stádium L4 v dospělce. Samičky po oplodnění uvolňují mikrofilárie (L1), které si u čeledi Onchocercidae buď zatím ponechávají vaječný obal, nebo se ho zbavují už v těle samice. Mikrofilárie se usadí v podkoží (např. *Onchocerca volvulus*) nebo cirkulují v krvi (např. *Wuchereria bancrofti*) a čekají na nasátí vektorem (Simonsen a kol., 2014).

Hematofágní hmyz nasaje mikrofilárie, které se v jeho žaludku zbaví vaječného obalu, pokud ho stále mají. Stádium L1 skrz stěnu žaludku migruje do thorakálního svalstva a postupně se vyvíjí v infekční larvální stádium L3. To se přesune do oblasti sosáku a při dalším sání larvy aktivně pronikají do obratlovčího definitivního hostitele (Simonsen a kol., 2014).

3.2.1.3 Patogenita u ptáků

Filárie ptákům často nezpůsobují žádné obtíže, proto jsou často přehlížené a studií není mnoho.

Splendidofilaria californiensis způsobovala u experimentálně infikovaných křepelů kalifornských (*Callipepla californica*) zvýšenou úmrtnost. Patogenita byla spojena se zánětem srdce a plic a výskytem zacystovaných parazitů v myokardu levé srdeční komory, ve stěně aorty a v poloměsíčitě chlopni, což bránilo jejímu pohybu. To mohlo vést k plicní hypertenzi, hypertrofii levé srdeční komory až selhání srdce (Weinmann a kol., 1979).

Holubi domácí (*Columba livia* f. *domestica*) nakažení druhem *Eulimdana clava* trpěli ztrátou peří na krku a křídlech, v místech subkutánního výskytu filárií (Eslami, 1987). V jejich okolí byl také pozorován otok a fibróza průdušnice a jícnu (Šupić a kol., 2018).

Chandlerella quiscalis je většinou nepatogenní, ale karančovi chocholatému (*Caracara cheriway*) tato filárie napadla centrální nervovou soustavu, což vyústilo v zánět a částečné ochrnutí zadních končetin (Edwards a kol., 2017). Infikovaní emuové hnědí (*Dromaius novaehollandiae*) jevíli známky deprese, anorexie, nekoordinovanost pohybů a různé stupně torticollis. Posmrtná pitva odhalila nefrózu, zánět vzdušných vaků či zápal plic, pravděpodobně v důsledku anorexie (Law a kol., 1993).

Nečekaně uhynulé krasky červenozobé (*Urocissa erythrorhyncha*), ač ve zdánlivě dobrém zdravotním stavu, měly nateklá játra a okolí ledvin, zápal plic a zánět cév v játrech a plicích. Velké množství mikrofilárií se nacházelo v krvi, parenchymu plic a játrech (Simpson a kol., 1996).

U mrtvých labutí malých (*Cygnus columbianus*) nakažených druhem *Sarconema eurycerca* se filárie nacházely v epikardu a myokardu. Patologie zahrnovala nekrózu, fibrózu, hemoragii

a zánět myokardu. Takto oslabení ptáci mohli být v nevýhodě při sezónní migraci (Irwin, 1975). Ten samý parazit způsoboval u polských labutí velkých (*Cygnus olor*) sníženou váhu a mortalitu v důsledku selhání srdce. Parazit se opět vyskytovali v epikardu a myokardu (Michalski a kol., 2019).

Infekce filáriemi jsou známy většinou jen u divokých ptáků, na druhou stranu ale ptákům často nezpůsobují vážné obtíže, takže mohou proběhnout bez povšimnutí. Nicméně byly hlášeny případy nákazy u kura domácího (*Gallus gallus f. domestica*) – *Paronchocerca badami* (syn. *Bhafilaria*) (Bhalerao a Rao, 1944) a *Cardiofilaria mhowensis* (syn. *Gallifilaria*) (Jain a kol., 1965) v jižní a jihovýchodní Asii a neurčeného druhu filárie v Japonsku (Sekiguchi a kol., 2018).

3.2.1.4 Přenos ptačích filárií tiplíky

Vektory známe jen pro 18 druhů z celkových 160 druhů ptačích filárií. Jsou přenášeny muchničkami (Simuliidae), komáry (Culicidae), tiplíky (Ceratopogonidae) a všenkami (Phthiraptera) (Bartlett, 2008). Tiplíci rodu *Culicoides* přenáší jen několik málo druhů z rodů *Eufilaria*, *Chandlerella* a *Splendidofilaria* z čeledi Onchocercidae (Tabulka 4).

Z kosa černého (*Turdus merula*) byly ve Francii izolovány dva druhy filárií rodu *Eufilaria* (syn. *Eufilariella*, *Neofilaria*) – *E. delicata* a *E. bartlettae*. Oba byly schopny se vyvíjet v tiplících *C. nubeculosus*, kteří sáli na nakažených kosech (Bain, 1980). Ve stejném druhu tiplíka dokončila vývoj i *E. kalifai* izolovaná ze straky obecné francouzské (*Pica pica galliae*) (Millet a Bain, 1984). *E. longicaudata*, izolovaná ze straky americké (*Pica pica hudsonia*), je schopná dokončit svůj vývoj v *C. crepuscularis* a *C. haematopotus* (*Hibler, 1963; cit. dle Robinson, 1971).

Tiplíci přenáší tři druhy filárií rodu *Chandlerella*, jenž se vyskytuje v Severní Americe. *C. striatospicula* byla schopna vývoje jen v tiplíkovi *C. haematopotus* (*Hibler, 1963; cit. dle Robinson, 1971). *C. quiscali* z vlhovce nachového (*Quiscalus quiscula versicolor*) se úspěšně vyvíjela v tiplících *C. crepuscularis*, *C. haematopotus* a *C. trivisi*, s tím, že *C. haematopotus* a *C. trivisi* pravděpodobně nejsou důležitými vektory (Robinson, 1971). Tiplíci *C. stilobezzioides* a *C. trivisi*, kteří sáli na infikovaných vránách amerických (*Corvus brachyrhynchos*), měli v thorakální oblasti a sosáku infekční larvální stádia filárie *C. chitwoodae* (syn. *C. flexivaginalis*, *C. hispanica*). Tiplík *C. stilobezzioides* je pravděpodobně důležitějším vektorem než *C. trivisi* (Bartlett a Anderson, 1980).

Z taktéž severoamerického rodu *Splendidofilaria* tiplíci přenáší dva druhy. U *S. californiensis* byl pozorován vývoj v *C. bottimeri* (syn. *C. multidentatus*) (Weinmann a kol., 1979), u *S. picacardina* pak v *C. crepuscularis* (*Hibler, 1963; cit. dle Robinson, 1971).

U křepele kalifornského (*Callipepla californica*) byli jako vektor blíže neurčených druhů filárií označeni *C. bottimeri* a *C. lophortygis* (Atchley a Wirth, 1975). V Japonsku je ze šíření blíže nespecifikovaného druhu filárie mezi kurem domácím podezírán zde hojně se vyskytující *C. arakawae* (Sekiguchi a kol., 2018).

Tabulka 4 Souhrn ptačích druhů filárií přenášených tiplíky (Robinson, 1971; Weinmann a kol., 1979; Bartlett a Anderson, 1980; Bain, 1980; Millet a Bain, 1984).

druh ptačí filárie	vektor rodu <i>Culicoides</i>
rod <i>Eufilaria</i>	
<i>E. bartlettae</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>E. delicata</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>E. kalifai</i>	<i>C. nubeculosus</i>
<i>E. longicaudata</i>	<i>C. crepuscularis</i> , <i>C. haematopotus</i>
rod <i>Chandlerella</i>	
<i>C. chitwoodae</i>	<i>C. stilobezzioides</i> , <i>C. travisi</i>
<i>C. quiscali</i>	<i>C. crepuscularis</i> , <i>C. haematopotus</i> , <i>C. travisi</i>
<i>C. striatospicula</i>	<i>C. haematopotus</i>
rod <i>Splendidofilaria</i>	
<i>S. californiensis</i>	<i>C. bottimeri</i>
<i>S. picacardina</i>	<i>C. crepuscularis</i>

4 Závěr

Tato bakalářská práce je literární rešerší zabývající se krevními parazity ptáků a jejich přenosem tiplíky rodu *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). Kromě virů jsou tiplíci důležitými vektory krevních prvoků (rodů *Haemoproteus*, *Leucocytozoon* a *Trypanosoma*) a helmintů (čeledi Onchocercidae).

Z krevních parazitů hrají tiplíci nejvýznamnější roli v přenosu ptačích prvoků rodu *Haemoproteus* (Apicomplexa: Haemosporida). Celkem u 13 druhů tiplíků (*C. arboricola*, *C. bottimeri*, *C. crepuscularis*, *C. downesi*, *C. edeni*, *C. haematopotus*, *C. hinmani*, *C. impunctatus*, *C. kibunensis*, *C. knowltoni*, *C. nubeculosus*, *C. sphagnumensis* a *C. stilobezzioides*) byl prokázán přenos minimálně 24 druhů tohoto prvoka (*H. attenuatus*, *H. balmorali*, *H. belopolskyi*, *H. danilewskii*, *H. dolniki*, *H. fringillae*, *H. handai*, *H. hirundinis*, *H. homopalloris*, *H. lanii*, *H. lophortyx*, *H. majoris*, *H. mansonii*, *H. minutus*, *H. motacillae*, *H. nettionis*, *H. noctuae*, *H. nucleocondensus*, *H. pallidus*, *H. parabelopolskyi*, *H. pastoris*, *H. syrnii*, *H. tartakovskiyi* a *H. velans*). U dalších druhů, které byly fylogeneticky zařazeny do podrodu *Parahaemoproteus*, se přenos tiplíky předpokládá. Infekce rodem *Haemoproteus* většinou probíhá asymptomaticky. Megalomeronti některých druhů však mohou být příčinou tkáňových změn, jako svalových lézí, dystrofie, nekrózy, a následné smrti.

Z rodu *Leucocytozoon* (Apicomplexa: Haemosporida) tiplíci přenáší pouze jeden druh, a to *L. caulleryi*. Hlavním vektorem je asijský druh *C. arakawae*, za další vektory jsou považováni *C. circumscriptus*, *C. odibilis* a *C. schultzei*. Nákaza tímto parazitem způsobuje sníženou produkci vajec a je často letální.

Kompletní sporogonie rodu *Plasmodium* (Apicomplexa: Haemosporida), nutná pro infekci ptačího hostitele, případně experimentální přenos, v tiplících nebyla dosud prokázána. Tiplíci tedy nejsou za vektory považováni a nálezy DNA v tiplících nejspíše naznačují pouze abortivní vývoj parazita.

Kromě „hemosporidií“ slouží tiplíci jako vektorů některých zástupců rodu *Trypanosoma* (Euglenozoa: Kinetoplastea). Do dnešní doby byl experimentálně potvrzen přenos pouze u tří druhů tohoto parazita (*T. avium*, *T. bennetti* a *T. everetti*) a prokázán byl u tří druhů tiplíků (*C. impunctatus*, *C. nubeculosus* a *C. sonorensis*), u dalších čtyř byla *T. bennetti* detekována v přírodě (*C. alazanicus*, *C. clastrieri*, *C. festivipennis* a *C. pictipennis*). Trypanosomy většinou nejsou pro ptáky patogenní, proto jsou často opomíjené.

Z krevních parazitů ptáků tiplíci nepřenáší jen prvoky, ale i helminty čeledi Onchocercidae (Nematoda: Rhabditida). Filárie rodů *Eufilaria* (*E. bartlettae*, *E. delicata*, *E. kalifai* a *E. longicaudata*), *Chandlerella* (*C. chitwoodae*, *C. quiscali* a *C. striatospicula*) a *Splendidofilaria* (*S. californiensis* a *S. picacardina*) byly detekovány v šesti druzích tiplíka (*C. bottimeri*, *C. crepuscularis*, *C. haematopotus*, *C. nubeculosus*, *C. stilobezzioides* a *C. travisi*). Nákaza filáriemi je pro ptactvo často neškodná. Potíže však mohou způsobovat, pokud napadnou důležité orgány jako srdce, plíce či centrální nervovou soustavu.

Studii, zabývajících se ptačími plasmodii, jejich vektory a rozšířením, dodnes není mnoho. Do budoucna je třeba objasnit i možnou roli tiplíků v jejich přenosu pro lepší kontrolu ptačí malárie a ochranu vzácných populací ptáků. Podobné platí i u ptačích trypanosom. Obecně jsou ptačí trypanosomy spíše opomíjené, jejich přirozený přenos tiplíky byl prokázán teprve v posledních letech. To ukazuje, že kompetence tiplíků jako vektorů ještě není zcela známá a potenciálně se mohou účastnit přenosu ještě většího spektra parazitů.

Seznam literatury

- Ahmed, F.E., Mohammed, A.-H.H. (1978) *Haemoproteus columbae*: Course of infection, relapse and immunity to reinfection in the pigeon. *Parasitology Research*. 57(3), s.229–236.
- Ahmed, F.E., Mohammed, A.-H.H. (1977) Schizogony in *Haemoproteus columbae* Kruse. *The Journal of Protozoology*. 24(3), s.389–393.
- Akiba, K. (1960) Studies on the *Leucocytozoon* found in the chicken, in Japan. II. On the transmission of *L. caulleryi* by *Culicoides arakawae*. *Japanese Journal of Veterinary Science*. 22, s.309–317.
- Alverson, D.R., Noblet, R. (1977) Spring relapse of *Leucocytozoon smithi* (Sporozoa: Leucocytozoidae) in turkeys. *Journal of Medical Entomology*. 14(1), s.132–133.
- Anderson, G.S., Belton, P., Kleider, N. (1988) The hypersensitivity of horses to *Culicoides* bites in British Columbia. *Canadian Veterinary Journal*. 29(9), s.718–723.
- Ashford, R.W., Green, E.E., Holmes, P.R., Lucas, A.J. (1991) *Leucocytozoon toddi* in British sparrowhawks *Accipiter nisus*: Patterns of infection in nestlings. *Journal of Natural History*. 25(2), s.269–277.
- Atchley, W.R., Wirth, W.W. (1975) Two new western *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) which are vectors of filaria in the California valley quail. *Canadian Journal of Zoology*. 53(10), s.1421–1423.
- Atkinson, C.T., Forrester, D.J. (1987) Myopathy associated with megaloschizonts of *Haemoproteus meleagridis* in a wild turkey from Florida. *Journal of Wildlife Diseases*. 23(3), s.495–498.
- Atkinson, C.T., Forrester, D.J., Greiner, E.C. (1988) Pathogenicity of *Haemoproteus meleagridis* (Haemosporina: Haemoproteidae) in experimentally infected domestic turkeys. *Journal of Parasitology*. 74(2), s.228–239.
- Atkinson, C.T., Greiner, E.C., Forrester, D.J. (1983) Experimental vectors of *Haemoproteus meleagridis* Levine from wild turkeys in Florida. *Journal of Wildlife Diseases*. 19(4), s.366–368.
- Bain, O. (1980) Deux filaires du genre *Eufilaria* chez le merle : développement chez *Culicoides nubeculosus*. *Annales de parasitologie humaine et comparée*. 55(5), s.583–590.
- Baker, J.R. (1956) Studies on *Trypanosoma avium* Danilewsky 1885 III. Life cycle in vertebrate and invertebrate hosts. *Parasitology*. 46(3–4), s.335–352.
- Bartlett, C.M. (2008) Filarioid Nematodes. In C. T. Atkinson, N. J. Thomas, & D. B. Hunter, ed. *Parasitic Diseases of Wild Birds*. Ames: Wiley-Blackwell, s. 439–462.
- Bartlett, C.M., Anderson, R.C. (1980) Development of *Chandlerella chitwoodae* Anderson, 1961 (Filarioidea: Onchocercidae) in *Culicoides stilobezzioides* Foote and Pratt and *C. trivisi* Vargas (Diptera: Ceratopogonidae). *Canadian Journal of Zoology*. 58(6), s.1002–1006.
- Bennett, G.F. (1970a) Development of trypanosomes of the *T. avium* complex in the invertebrate host. *Canadian Journal of Zoology*. 48(5), s.945–957.
- Bennett, G.F. (1961) On the specificity and transmission of some avian trypanosomes. *Canadian Journal of Zoology*. 39(1), s.17–33.
- Bennett, G.F. (1970b) *Trypanosoma avium* Danilewsky in the avian host. *Canadian Journal of Zoology*. 48(4), s.803–807.
- Bennett, G.F., Fallis, A.M. (1960) Blood parasites of birds in Algonquin Park, Canada, and a discussion of their transmission. *Canadian Journal of Zoology*. 38(2), s.261–273.
- Bennett, G.F., Garnham, P.C.C., Fallis, A.M. (1965) On the status of the genera *Leucocytozoon* Ziemann, 1893 and *Haemoproteus* Kruse, 1890 (Haemosporidiida: Leucocytozoidae and Haemoproteidae). *Canadian Journal of Zoology*. 43(6), s.927–932.
- Bennett, G.F., Krecek, R.C. (1993) Histopathology and morphology of the tissue stages of *Haemoproteus columbae* causing mortality in Columbiformes. *Avian Pathology*. 22(1), s.67–80.
- Bernotienė, R., Iezhova, T.A., Bukauskaitė, D., Chagas, C.R.F., Kazak, M., Valkiūnas, G. (2020) Development of *Trypanosoma everetti* in *Culicoides* biting midges. *Acta Tropica*. 210, s.105555.
- Bernotienė, R., Žiegytė, R., Vaitkutė, G., Valkiūnas, G. (2019) Identification of a new vector species of avian haemoproteids, with a description of methodology for the determination of natural vectors of haemosporidian parasites. *Parasites & Vectors*. 12(1), s.307–316.
- Bhalerao, G.D., Rao, N.S.K. (1944) Some helminth parasites of poultry. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences - Section B*. 20, s.30–39.

- Binkienė, R., Chagas, C.R.F., Bernotienė, R., Valkiūnas, G. (2021)** Molecular and morphological characterization of three new species of avian Onchocercidae (Nematoda) with emphasis on circulating microfilariae. *Parasites & Vectors*. 14(1), s.137–155.
- Bobeva, A., Ilieva, M., Dimitrov, D., Zehtindjiev, P. (2014)** Degree of associations among vectors of the genus *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) and host bird species with respect to haemosporidian parasites in NE Bulgaria. *Parasitology Research*. 113(12), s.4505–4511.
- Borkent, A., Dominiak, P. (2020)** Catalog of the biting midges of the world (Diptera: Ceratopogonidae). *Zootaxa*. 4787(1), s.377.
- Bowen, R.A., Howard, T.H. (1984)** Transmission of bluetongue virus by intrauterine inoculation or insemination of virus-containing bovine semen. *American Journal of Veterinary Research*. 45(7), s.1386–1388.
- Brun, R., Hecker, H., Lun, Z.-R. (1998)** *Trypanosoma evansi* and *T. equiperdum*: Distribution, biology, treatment and phylogenetic relationship (a review). *Veterinary Parasitology*. 79(2), s.95–107.
- Bukauskaitė, D., Chagas, C.R.F., Bernotienė, R., Žiegytė, R., Ilgūnas, M., Iezhova, T., Valkiūnas, G. (2019a)** A new methodology for sporogony research of avian haemoproteids in laboratory-reared *Culicoides* spp., with a description of the complete sporogonic development of *Haemoproteus pastoris*. *Parasites & Vectors*. 12(1), s.582–594.
- Bukauskaitė, D., Iezhova, T.A., Ilgūnas, M., Valkiūnas, G. (2019b)** High susceptibility of the laboratory-reared biting midges *Culicoides nubeculosus* to *Haemoproteus* infections, with review on *Culicoides* species that transmit avian haemoproteids. *Parasitology*. 146(3), s.333–341.
- Bukauskaitė, D., Žiegytė, R., Palinauskas, V., Iezhova, T.A., Dimitrov, D., Ilgunas, M., Bernotiene, R., Markovets, M.Y., Valkiunas, G. (2015)** Biting midges (*Culicoides*, Diptera) transmit *Haemoproteus* parasites of owls: Evidence from sporogony and molecular phylogeny. *Parasites & Vectors*. 8(1), s.303–313.
- Burgess, G.W., Spradbrow, P.B. (1977)** Studies on the pathogenesis of bovine ephemeral fever. *Australian Veterinary Journal*. 53(8), s.363–368.
- Cannell, B.L., Krasnec, K. V., Campbell, K., Jones, H.I., Miller, R.D., Stephens, N. (2013)** The pathology and pathogenicity of a novel *Haemoproteus* spp. Infection in wild little penguins (*Eudyptula minor*). *Veterinary Parasitology*. 197(1–2), s.74–84.
- Cardona, C.J., Ihejirika, A., McClellan, L. (2002)** *Haemoproteus lophortyx* infection in bobwhite quail. *Avian Diseases*. 46(1), s.249–255.
- Čepička, I., Lukeš, J., Vávra, J. (2007)** Protozoologie. In P. Volf & P. Horák, ed. *Paraziti a jejich biologie*. Praha: Triton, s. 50–137.
- Černý, O., Votýpka, J., Svobodová, M. (2011)** Spatial feeding preferences of ornithophilic mosquitoes, blackflies and biting midges. *Medical and Veterinary Entomology*. 25(1), s.104–108.
- Chagas, C.R.F., Bukauskaitė, D., Ilgūnas, M., Bernotienė, R., Iezhova, T., Valkiūnas, G. (2019)** Sporogony of four *Haemoproteus* species (Haemosporida: Haemoproteidae), with report of in vitro ookinetes of *Haemoproteus hirundinis*: Phylogenetic inference indicates patterns of haemosporidian parasite ookinete development. *Parasites & Vectors*. 12(1), s.422–437.
- Chagas, C.R.F., Bukauskaitė, D., Ilgūnas, M., Iezhova, T., Valkiūnas, G. (2018)** A new blood parasite of leaf warblers: molecular characterization, phylogenetic relationships, description and identification of vectors. *Parasites & Vectors*. 11(1), s.538–550.
- Chernin, E. (1952)** The relapse phenomenon in the *Leucocytozoon simondi* infection of the domestic duck. *American Journal of Epidemiology*. 56(2), s.101–118.
- Cowan, A.B. (1957)** Reactions against the megaloschizonts of *Leucocytozoon simondi* Mathis and Leger in ducks. *Journal of Infectious Diseases*. 100(1), s.82–87.
- Crilly, J.P., Nuttall, T., del Pozo, J., Hopker, A., Tomlinson, M., Sargison, N. (2016)** Hypersensitivity to *Culicoides* midges causing seasonal dermatitis in sheep. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*. 3–4, s.53–56.
- Darpel, K.E., Batten, C.A., Veronesi, E., Shaw, A.E., Anthony, S., Bachanek-Bankowska, K., Kgosana, L., Bin-Tarif, A., Carpenter, S., Müller-Doblies, U.U., Takamatsu, H.H., Mellor, P.S., Mertens, P.P.C., Oura, C.A.L. (2007)** Clinical signs and pathology shown by British sheep and cattle infected with bluetongue virus serotype 8 derived from the 2006 outbreak in northern Europe. *Veterinary Record*. 161(8), s.253–261.

- Desser, S.S. (1967)** Schizogony and gametogony of *Leucocytozoon simondi* and associated reactions in the avian host. *The Journal of Protozoology*. 14(2), s.244–254.
- Desser, S.S., Fallis, A.M., Garnham, P.C.C. (1968)** Relapses in ducks chronically infected with *Leucocytozoon simondi* and *Parahaemoproteus nettionis*. *Canadian Journal of Zoology*. 46(2), s.281–285.
- Desser, S.S., Ryckman, A.K. (1976)** The development and pathogenesis of *Leucocytozoon simondi* in Canada and domestic geese in Algonquin Park, Ontario. *Canadian Journal of Zoology*. 54(5), s.634–643.
- Donovan, T.A., Schrenzel, M., Tucker, T.A., Pessier, A.P., Stalis, I.H. (2008)** Hepatic hemorrhage, hemocoelom, and sudden death due to *Haemoproteus* infection in passerine birds: Eleven cases. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*. 20(3), s.304–313.
- Edwards, E.E., Dangoudoubiyam, S., Hoppes, S.M., Porter, B.F. (2017)** Granulomatous filarial encephalomyelitis caused by *Chandlerella quiscali* in a northern crested caracara (*Caracara cheriway*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 48(1), s.237–240.
- Eslami, A. (1987)** Filariosis in a pigeon caused by *Eulimdana clava* (Wedl, 1856) Founikoff, 1934. *Journal of Veterinary Faculty, University of Tehran*. 42(1), s.1–4.
- Fallis, A.M., Anderson, R.C., Bennett, G.F. (1956)** Further observations on the transmission and development of *Leucocytozoon simondi*. *Canadian Journal of Zoology*. 34(5), s.389–404.
- Fallis, A.M., Bennett, G.F. (1960)** Description of *Haemoproteus canachites* n. sp. (Sporozoa: Haemoproteidae) and sporogony in *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). *Canadian Journal of Zoology*. 38(3), s.455–464.
- Fallis, A.M., Bennett, G.F. (1966)** On the epizootology of infections caused by *Leucocytozoon simondi* in Algonquin Park, Canada. *Canadian Journal of Zoology*. 44(1), s.101–112.
- Fallis, A.M., Bennett, G.F. (1961)** Sporogony of *Leucocytozoon* and *Haemoproteus* in Simuliids and Ceratopogonids and a revised classification of the Haemosporidiida. *Canadian Journal of Zoology*. 39(3), s.215–228.
- Fallis, A.M., Bisset, S.A., Allison, F.R. (1976)** *Leucocytozoon tawaki* n.sp. (Eucoccida: Leucocytozoidae) from the penguin *Eudyptes pachyrhynchus*, and preliminary observations on its development in *Austrosimulium* spp. (Diptera: Simuliidae). *New Zealand Journal of Zoology*. 3(1), s.11–16.
- Fallis, A.M., Davies, D.M., Vickers, M.A. (1951)** Life history of *Leucocytozoon simondi* Mathis and Leger in natural and experimental infections and blood changes in the avian host. *Canadian Journal of Zoology*. 29(6), s.305–328.
- Fallis, A.M., Desser, S.S., Khan, R.A. (1974)** On Species of *Leucocytozoon*. *Advances in Parasitology*. 12(C), s.1–67.
- Fallis, A.M., Wood, D.M. (1957)** Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) as intermediate hosts for *Haemoproteus* of ducks. *Canadian Journal of Zoology*. 35(3), s.425–435.
- Foxi, C., Delrio, G., Falchi, G., Marche, M.G., Satta, G., Ruiiu, L. (2016)** Role of different *Culicoides* vectors (Diptera: Ceratopogonidae) in bluetongue virus transmission and overwintering in Sardinia (Italy). *Parasites & Vectors*. 9(1), s.440–452.
- Foxi, C., Meloni, G., Puggioni, G., Manunta, D., Rocchigiani, A., Vento, L., Cabras, P., Satta, G. (2019)** Bluetongue virus detection in new *Culicoides* species in Sardinia, Italy. *Veterinary Record*. 184(20), s.621–623.
- Garrido, C., Campos, M. (2000)** First report of presumed parasitic keratitis in Indians from the Brazilian Amazon. *Cornea*. 19(6), s.817–819.
- Gill, H., Paperna, I. (2005)** Leucocytozoonosis in the Israeli sparrow, *Passer domesticus biblicus* Hartert 1904. *Parasitology Research*. 96(6), s.373–377.
- Goto, M., Fujihara, H., Morita, M. (1966)** Pathological studies on leucocytozoonosis in chickens. *The Japanese Journal of Veterinary Science*. 28(4), s.183–190.
- Herman, C.M., Barrow, J.H., Tarshis, I.B. (1975)** Leucocytozoonosis in Canada geese at the Seney National Wildlife Refuge. *Journal of Wildlife Diseases*. 11(3), s.404–411.
- Hill, A.G., Howe, L., Gartrell, B.D., Alley, M.R. (2010)** Prevalence of *Leucocytozoon* spp, in the endangered yellow-eyed penguin *Megadyptes antipodes*. *Parasitology*. 137(10), s.1477–1485.
- Hill, G.E. (1991)** Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*. 350(6316), s.337–339.

- Hoare, C.A. (1965)** Vampire bats as vectors and hosts of equine and bovine trypanosomes. *Acta Tropica*. 22(3), s.204–216.
- Horák, P., Mikeš, L. (2007)** Helminthologie. In P. Volf & P. Horák, ed. *Paraziti a jejich biologie*. Praha: Triton, s. 138–228.
- Howell, P.G. (1960)** The 1960 epizootic of African horse sickness in the Middle East and SW Asia. *Journal of the South African Veterinary Association*. 31(3), s.329–334.
- Hsu, C., Campbell, G.R., Levine, N.D. (1973)** A check-list of the species of the genus *Leucocytozoon* (Apicomplexa, Plasmodiidae). *The Journal of Protozoology*. 20(2), s.195–203.
- Ilgūnas, M., Romeiro Fernandes Chagas, C., Bukauskaitė, D., Bernotienė, R., Iezhova, T., Valkiūnas, G. (2019)** The life-cycle of the avian haemosporidian parasite *Haemoproteus majoris*, with emphasis on the exoerythrocytic and sporogonic development. *Parasites & Vectors*. 12(1), s.516–530.
- Inumaru, M., Aratani, S., Shimizu, M., Yamamoto, M., Sato, Y., Murata, K., Valkiūnas, G. (2020)** Penguins are competent hosts of *Haemoproteus* parasites: The first detection of gametocytes, with molecular characterization of *Haemoproteus laevis*. *Parasites & Vectors*. 13(1), s.307–321.
- Irwin, J.C. (1975)** Mortality factors in whistling swans at Lake St. Clair, Ontario. *Journal of Wildlife Diseases*. 11(1), s.8–12.
- Jain, S.K., Alwar, V.S., Awadhiya, R.P., Pandit, C.N. (1965)** On a new filarid worm *Gallifilaria mhowensis* n.g.n. sp. from the heart of the fowl (*Gallus gallus domesticus* L.). *Indian Veterinary Journal*. 42(12), s.895–898.
- Khan, R.A., Fallis, A.M. (1971)** A note on the sporogony of *Parahaemoproteus velans* (= *Haemoproteus velans* Coatney and Roudabush) (Haemosporidia: Haemoproteidae) in species of *Culicoides*. *Canadian Journal of Zoology*. 49(3), s.420–421.
- Khan, R.A., Fallis, A.M. (1968)** Comparison of infections with *Leucocytozoon simondi* in black ducks (*Anas rubripes*), mallards (*Anas platyrhynchos*) and white pekins (*Anas boschas*). *Canadian Journal of Zoology*. 46(4), s.773–780.
- Kocan, R.M. (1968)** Anemia and mechanism of erythrocyte destruction in ducks with acute *Leucocytozoon* infections. *The Journal of Protozoology*. 15(3), s.445–462.
- Kocan, R.M., Clark, D.T. (1966)** Anemia in ducks infected with *Leucocytozoon simondi*. *The Journal of Protozoology*. 13(3), s.465–468.
- Lainson, R., Naiff, R.D. (1998)** *Haemoproteus* (Apicomplexa: Haemoproteidae) of tortoises and turtles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 265(1400), s.941–949.
- Lassen, S.B., Nielsen, S., Kristensen, M. (2012)** Identity and diversity of blood meal hosts of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae: *Culicoides* Latreille) in Denmark. *Parasites & Vectors*. 5(1), s.143–151.
- Lassen, S.B., Nielsen, S.A., Skovgård, H., Kristensen, M. (2011)** Molecular identification of bloodmeals from biting midges (Diptera: Ceratopogonidae: *Culicoides* Latreille) in Denmark. *Parasitology Research*. 108(4), s.823–829.
- Law, J.M., Tully, T.N., Stewart, T.B. (1993)** Verminous encephalitis apparently caused by the filarioid nematode *Chandlerella quiscali* in emus (*Dromaius novaehollandiae*). *Avian Diseases*. 37(2), s.597–601.
- Lee, H.R., Koo, B.S., Jeon, E.O., Han, M.S., Min, K.C., Lee, S.B., Bae, Y., Mo, I.P. (2016)** Pathology and molecular characterization of recent *Leucocytozoon caulleryi* cases in layer flocks. *Journal of Biomedical Research*. 30(6), s.517–524.
- Leta, S., Fetene, E., Mulatu, T., Amenu, K., Jaleta, M.B., Beyene, T.J., Negussie, H., Kriticos, D., Revie, C.W. (2019)** Updating the global occurrence of *Culicoides imicola*, a vector for emerging viral diseases. *Scientific Data*. 6(1), s.185–192.
- Levine, N.D., Campbell, G.R. (1971)** A check-list of the species of the genus *Haemoproteus* (Apicomplexa, Plasmodiidae). *The Journal of Protozoology*. 18(3), s.475–484.
- Lumpkin, D.C., Murphy, T.G., Tarvin, K.A. (2014)** Blood parasite infection differentially relates to carotenoid-based plumage and bill color in the American goldfinch. *Ecology and Evolution*. 4(16), s.3210–3217.
- Maley, G.J.M., Desser, S.S. (1977)** Anemia in *Leucocytozoon simondi* infections. I. Quantification of anemia, gametocytemia, and osmotic fragility of erythrocytes in naturally infected Pekin ducklings. *Canadian Journal of Zoology*. 55(2), s.355–358.

- Martínez-de la Puente, J., Figuerola, J., Soriguer, R. (2015)** Fur or feather? Feeding preferences of species of *Culicoides* biting midges in Europe. *Trends in Parasitology*. 31(1), s.16–22.
- Martínez-de la Puente, J., Martínez, J., Rivero-de Aguilar, J., Herrero, J., Merino, S. (2011)** On the specificity of avian blood parasites: Revealing specific and generalist relationships between haemosporidians and biting midges. *Molecular Ecology*. 20(15), s.3275–3287.
- Meiswinkel, R., Paweska, J.T. (2003)** Evidence for a new field *Culicoides* vector of African horse sickness in South Africa. *Preventive Veterinary Medicine*. 60(3), s.243–253.
- Mellor, P.S., Boorman, J., Baylis, M. (2000)** *Culicoides* biting midges: Their role as arbovirus vectors. *Annual Review of Entomology*. 45(1), s.307–340.
- Menzies, F.D., McCullough, S.J., McKeown, I.M., Forster, J.L., Jess, S., Batten, C., Murchie, A.K., Gloster, J., Fallows, J.G., Pelgrim, W., Mellor, P.S., Oura, C.A. (2008)** Evidence for transplacental and contact transmission of bluetongue virus in cattle. *The Veterinary Record*. 163(7), s.203–209.
- Michalski, M.M., Gałęcki, R., Siedlecka, K. (2019)** First report of *Sarconema eurycerca* (Filarioidea) in mute swan (*Cygnus olor*) in Poland – the case report. *Helminthologia*. 56(1), s.62–65.
- Millet, P., Bain, O. (1984)** Une nouvelle filaire de la pie, *Eufilaria kalifai* n. sp. (Lemdaninae) et son développement chez *Culicoides nubeculosus*. *Annales de parasitologie humaine et comparée*. 59(2), s.177–187.
- Miltgen, F., Landau, I. (1982)** *Culicoides nubeculosus*, vecteur expérimental d'un nouveau trypanosome de Psittaciforme: *Trypanosoma bakeri* n. sp. *Annales de parasitologie humaine et comparée*. 57(5), s.423–428.
- Miura, S., Ohshima, K., Itakura, C., Yamagiwa, S. (1973)** A histopathological study on leucocytozoonosis in young hens. *The Japanese Journal of Veterinary Science*. 35(3), s.175–181.
- Molyneux, D.H., Cooper, J.E., Smith, W.J. (1983)** Studies on the pathology of an avian trypanosome (*T. bouffardi*) infection in experimentally infected canaries. *Parasitology*. 87(1), s.49–54.
- Morii, T. (1992)** A review of *Leucocytozoon caulleryi* infection in chickens. *The Journal of Protozoology Research*. 2(4), s.128–133.
- Morii, T., Matsui, T., Kobayashi, F., Iijima, T. (1989)** Some aspects of *Leucocytozoon caulleryi* reinfection in chickens. *Parasitology Research*. 75(3), s.194–198.
- Morii, T., Nakamura, K., Lee, Y.C., Iijima, T., Hoji, K. (1986)** Observations on the Taiwanese strain of *Leucocytozoon caulleryi* (Haemosporina) in chickens. *The Journal of Protozoology*. 33(2), s.231–234.
- Morrisette, N.S., Sibley, L.D. (2002)** Cytoskeleton of apicomplexan parasites. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 66(1), s.21–38.
- Mullens, B.A., Cardona, C.J., McClellan, L., Szijj, C.E., Owen, J.P. (2006)** *Culicoides bottimeri* as a vector of *Haemoproteus lophortyx* to quail in California, USA. *Veterinary Parasitology*. 140(1–2), s.35–43.
- Nakamura, K., Mitral, Y., Tanimura, N., Hara, H., Ikeda, A., Shimada, J., Isobe, T. (1997)** Pathogenesis of reduced egg production and soft-shelled eggs in laying hens associated with *Leucocytozoon caulleryi* infection. *Journal of Parasitology*. 83(2), s.325–327.
- Nakamura, K., Ogiso, M., Shibahara, T., Kasuga, H., Isobe, T. (2001)** Pathogenicity of *Leucocytozoon caulleryi* for specific pathogen-free laying hens. *Journal of Parasitology*. 87(5), s.1202–1204.
- Narita, M., Inui, S., Hashiguchi, Y. (1979)** The pathogenesis of congenital encephalopathies in sheep experimentally induced by Akabane virus. *Journal of Comparative Pathology*. 89(2), s.229–240.
- Njabo, K.Y., Cornel, A.J., Bonneaud, C., Toffelmier, E., Sehgal, R.N.M., Valkiūnas, G., Russell, A.F., Smith, T.B. (2011)** Nonspecific patterns of vector, host and avian malaria parasite associations in a central African rainforest. *Molecular Ecology*. 20(5), s.1049–1061.
- Nourani, L., Zakeri, S., Dinparast Djadid, N. (2020)** Dynamics of prevalence and distribution pattern of avian *Plasmodium* species and its vectors in diverse zoogeographical areas - a review. *Infection, Genetics and Evolution*. 81, s.104244.
- Országh, I. (1980)** Ceratopogonidae. In M. Chvála, ed. *Krevsající mouchy a střechci - Diptera. Fauna ČSSR, svazek 22*. Praha: Academia, s. 20–144.
- Ortiz-Catedral, L., Brunton, D., Stidworthy, M.F., Elsheikha, H.M., Pennycott, T., Schulze, C., Braun, M., Wink, M., Gerlach, H., Pendl, H., Gruber, A.D., Ewen, J., Pérez-Tris, J.,**

- Valkiunas, G., Olias, P. (2019) *Haemoproteus minutus* is highly virulent for Australasian and South American parrots. *Parasites & Vectors*. 12(1), s.40–49.
- Peirce, M.A., Greenwood, A.G., Swinnerton, K. (1997) Pathogenicity of *Leucocytozoon marchouxi* in the pink pigeon (*Columba mayeri*) in Mauritius. *Veterinary Record*. 140(6), s.155–156.
- Perkins, S.L. (2014) Malaria's many mates: Past, present, and future of the systematics of the order Haemosporida. *Journal of Parasitology*. 100(1), s.11–25.
- Petit, G., Landau, I., Boulard, Y., Gomes, A., Touratier, L. (1983) Sporogonie de *Plasmodium agamae* chez *Culicoides nubeculosus*, au laboratoire. I: Expérimentation et description du cycle. *Protistologica*. 19, s.537–541.
- Purse, B. V., Carpenter, S., Venter, G.J., Bellis, G., Mullens, B.A. (2015) Bionomics of temperate and tropical *Culicoides* midges: Knowledge gaps and consequences for transmission of *Culicoides*-borne viruses. *Annual Review of Entomology*. 60, s.373–392.
- Rádrová, J., Mračková, M., Galková, Z., Lamka, J., Račka, K., Barták, P., Votýpka, J. (2016) Seasonal dynamics, parity rate, and composition of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) occurring in the vicinity of wild and domestic ruminants in the Czech Republic. *Journal of Medical Entomology*. 53(2), s.416–424.
- Roberts, L.S., Janovy, J.J., Nadler, S. (2013) Kinetoplasta: Trypanosomes and their kin. In *Foundations of Parasitology*. New York: McGraw Hill, s. 61–86.
- Robinson, E.J. (1971) *Culicoides crepuscularis* (Malloch) (Diptera: Ceratopogonidae) as a host for *Chandlerella quiscali* (Von Linstow, 1904) comb. n. (Filarioidea: Onchocercidae). *The Journal of Parasitology*. 57(4), s.772–776.
- Santiago-Alarcon, D., Havelka, P., Pineda, E., Segelbacher, G., Schaefer, H.M. (2013) Urban forests as hubs for novel zoonosis: Blood meal analysis, seasonal variation in *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) vectors, and avian haemosporidians. *Parasitology*. 140(14), s.1799–1810.
- Santiago-Alarcon, D., Havelka, P., Schaefer, H.M., Segelbacher, G. (2012a) Bloodmeal analysis reveals avian *Plasmodium* infections and broad host preferences of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) vectors. R. E. Paul, ed. *PLoS ONE*. 7(2), s.e31098.
- Santiago-Alarcon, D., Palinauskas, V., Schaefer, H.M. (2012b) Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: Untangling parasite life cycles and their taxonomy. *Biological Reviews*. 87(4), s.928–964.
- Schmidtman, E.T. (2005) Adult biting midge, *Culicoides sonorensis* Wirth and Jones, showing blood-filled abdomen and the characteristic wings patterns used for species identification. [online]. Dostupné z: http://entnemdept.ufl.edu/creatures/aquatic/biting_midges.htm.
- Schoch, C.L., Ciufu, S., Domrachev, M., Hotton, C.L., Kannan, S., Khovanskaya, R., Leipe, D., Mcveigh, R., O'Neill, K., Robbertse, B., Sharma, S., Soussov, V., Sullivan, J.P., Sun, L., Turner, S., Karsch-Mizrachi, I. (2020) NCBI Taxonomy: a comprehensive update on curation, resources and tools. *Database (Oxford)*. 2020(baaa062).
- Ségard, A., Gardès, L., Jacquier, E., Grillet, C., Mathieu, B., Rakotoarivony, I., Setier-Rio, M.L., Chavernac, D., Cêtre-Sossah, C., Balenghien, T., Garros, C. (2018) Schmallenberg virus in *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) populations in France during 2011-2012 outbreak. *Transboundary and Emerging Diseases*. 65(1), s.e94–e103.
- Sehgal, R.N.M., Iezhova, T.A., Marzec, T., Valkiūnas, G. (2015) *Trypanosoma naviformis* sp. nov. (Kinetoplastidae: Trypanosomatidae) from widespread African songbirds, the olive sunbird (*Cyanomitra olivacea*) and yellow-whiskered greenbul (*Andropadus latirostri*). *Zootaxa*. 4034(2), s.342–350.
- Sekiguchi, M., Nonaka, N., Adachi, M., Sekiya, T., Yamamoto, Y. (2018) Avian filariasis in backyard chickens in Japan. *Avian Diseases*. 62(3), s.326–329.
- Sherlock, I.A. (1965) Dermatozoonosis by *Culicoides* bite (Diptera, Ceratopogonidae) in Salvador, State of Bahia, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 63(1), s.27–37.
- Siccardi, F.J., Rutherford, H.O., Derieux, W.T. (1974) Pathology and prevention of *Leucocytozoon smithi* infection of turkeys. *Avian Diseases*. 18(1), s.21–32.
- Siddall, M.E., Desser, S.S. (1992) Alternative leech vectors for frog and turtle trypanosomes. *The Journal of Parasitology*. 78(3), s.562–563.
- Simonsen, P.E., Fischer, P.U., Hoerauf, A., Weil, G.J. (2014) The Filariases. In J. Farrar, P. J. Hotez, T. Junghanss, G. Kang, D. Lalloo, & N. J. White, ed. *Manson's Tropical Infectious Diseases*.

- Elsevier Health Sciences, s. 737–765.
- Simpson, V.R., MacKenzie, G., Harris, E.A. (1996)** Fatal microfilarial infection in red billed blue magpies (*Urocissa erythrorhynchus*). *Veterinary Record*. 138(21), s.522–523.
- Šlapeta, J., Morin-Adeline, V., Thompson, P., McDonell, D., Shiels, Mi., Gilchrist, K., Votýpka, J., Vogelnest, L. (2016)** Intercontinental distribution of a new trypanosome species from Australian endemic regent honeyeater (*Anthochaera phrygia*). *Parasitology*. 143(8), s.1012–1025.
- Stabler, R.M., Holt, P.A., Kitzmiller, N.J. (1966)** *Trypanosoma avium* in the blood and bone marrow from 677 Colorado birds. *The Journal of Parasitology*. 52(6), s.1141–1144.
- Steele, E.J., Noblet, G.P. (1992)** Schizogonic development of *Leucocytozoon smithi*. *The Journal of Protozoology*. 39(4), s.530–536.
- Stunt, J.N., Bowerman, W.W., Best, D.A. (1999)** Leucocytozoonosis in nestling bald eagles in Michigan and Minnesota. *Journal of Wildlife Diseases*. 35(3), s.608–612.
- Šupić, J., Alić, A.Š., Hasanić, M., Goletić, Š., Duscher, G.G., Hodžić, A., Alić, A. (2018)** *Eulimdana clava* (Nematoda: Filarioidea) infection in domestic pigeons (*Columba livia domestica*): Molecular characterization and pathological changes. *Veterinary Parasitology*. 251, s.44–49.
- Svobodová, M., Dolnik, O. V., Čepička, I., Rádrová, J. (2017)** Biting midges (Ceratopogonidae) as vectors of avian trypanosomes. *Parasites and Vectors*. 10(1), s.224.
- Synek, P., Munclinger, P., Albrecht, T., Votýpka, J. (2013)** Avian haemosporidians in haematophagous insects in the Czech Republic. *Parasitology Research*. 112(2), s.839–845.
- Szadziwski, R., Borkent, A., Dominiak, P. (2013)** Fauna Europaea: *Culicoides*. *Fauna Europaea*. [online]. Dostupné z: <https://fauna-eu.org> [Viděno červen 30, 2021].
- Takamatsu, H., Fujisaki, K., Kitaoka, S. (1978)** Development of *Leucocytozoon caulleryi* in chick embryos infected by biting of *Culicoides arakawae* through shell membrane. *National Institute of Animal Health Quarterly*. 18(2), s.63–68.
- Tarello, W. (2005)** *Trypanosoma avium* incidence, pathogenicity and response to melarsomine in falcons from Kuwait. *Parasite*. 12(1), s.85–87.
- Tóthová, A., Knoz, J. (2009)** Ceratopogonidae Newman, 1834. *Jedlička L., Kúdela M. & Stloukalová V. (eds): Checklist of Diptera of the Czech Republic and Slovakia. Electronic version 2.* [online]. Dostupné z: <http://www.edvis.sk/diptera2009/families/ceratopogonidae.htm> [Viděno duben 3, 2021].
- Travassos da Rosa, J.F., de Souza, W.M., de Paula Pinheiro, F., Figueiredo, M.L., Cardoso, J.F., Acrani, G.O., Teixeira Nunes, M.R. (2017)** Oropouche virus: Clinical, epidemiological, and molecular aspects of a neglected orthobunyavirus. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 96(5), s.1019–1030.
- Valkiūnas, G. (2005)** *Avian malaria parasites and other haemosporidia*. 1. edice. CRC Press.
- Valkiūnas, G. (2016)** *Haemoproteus* Species. In H. Mehlhorn, ed. *Encyclopedia of Parasitology*. Springer Berlin Heidelberg, s. 1207–1215.
- Valkiūnas, G. (2011)** Haemosporidian vector research: Marriage of molecular and microscopical approaches is essential. *Molecular Ecology*. 20(15), s.3084–3086.
- Valkiūnas, G., Iezhova, T.A. (2018)** Keys to the avian malaria parasites. *Malaria Journal*. 17(1), s.212–235.
- Valkiūnas, G., Iezhova, T.A., Carlson, J.S., Sehgal, R.N.M. (2011)** Two new trypanosoma species from African birds, with notes on the taxonomy of avian trypanosomes. *Journal of Parasitology*. 97(5), s.924–930.
- Valkiūnas, G., Ilgūnas, M., Bukauskaitė, D., Chagas, C.R.F., Bernotienė, R., Himmel, T., Harl, J., Weissenböck, H., Iezhova, T.A. (2019)** Molecular characterization of six widespread avian haemoproteids, with description of three new *Haemoproteus* species. *Acta Tropica*. 197, s.105051.
- Valkiūnas, G., Ilgūnas, M., Chagas, C.R.F., Bernotienė, R., Iezhova, T.A. (2020)** Molecular characterization of swallow haemoproteids, with description of one new *Haemoproteus* species. *Acta Tropica*. 207, s.105486.
- Valkiūnas, G., Liutkevičius, G., Iezhova, T.A. (2002)** Complete development of three species of *Haemoproteus* (Haemosporida, Haemoproteidae) in the biting midge *Culicoides impunctatus* (Diptera, Ceratopogonidae). *Journal of Parasitology*. 88(5), s.864–868.
- Valkiūnas, G., Žičkus, T., Shapoval, A.P., Iezhova, T.A. (2006)** Effect of *Haemoproteus belopolskyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on body mass of the blackcap *Sylvia atricapilla*. *Journal of*

- Parasitology*. 92(5), s.1123–1125.
- Veiga, J., Martínez-de la Puente, J., Václav, R., Figuerola, J., Valera, F. (2018)** *Culicoides paolae* and *C. circumscriptus* as potential vectors of avian haemosporidians in an arid ecosystem. *Parasites & Vectors*. 11(1), s.524–533.
- Venter, G.J., Graham, S.D., Hamblin, C. (2000)** African horse sickness epidemiology: Vector competence of South African *Culicoides* species for virus serotypes 3, 5 and 8. *Medical and Veterinary Entomology*. 14(3), s.245–250.
- Viennet, E., Garros, C., Gardès, L., Rakotoarivony, I., Allène, X., Lancelot, R., Crochet, D., Moulia, C., Baldet, T., Balenghien, T. (2013)** Host preferences of palaearctic *Culicoides* biting midges: Implications for transmission of orbiviruses. *Medical and Veterinary Entomology*. 27(3), s.255–266.
- Votýpka, J., Szabová, J., Rádrová, J., Zídková, L., Svobodová, M. (2012)** *Trypanosoma culicavium* sp. nov., an avian trypanosome transmitted by *Culex* mosquitoes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 62(3), s.745–754.
- de Waal, T., Liebenberg, D., Venter, G.J., Mienie, C.M., van Hamburg, H. (2016)** Detection of African horse sickness virus in *Culicoides imicola* pools using RT-qPCR. *Journal of Vector Ecology*. 41(1), s.179–185.
- Wehr, E.E. (1962)** Studies on leucocytozoonosis of turkeys, with notes on schizogony, transmission, and control of *Leucocytozoon smithi*. *Avian Diseases*. 6(2), s.195–210.
- Weinmann, C.J., Murphy, K., Anderson, J.R., DeMartini, J.C., Longhurst, W.M., Connolly, G. (1979)** Seasonal prevalence, pathology, and transmission of the quail heart worm, *Splendidofilaria californiensis* (Wehr and Herman, 1956), in northern California (Nematoda: Filarioidea). *Canadian Journal of Zoology*. 57(10), s.1871–1877.
- Wernike, K., Elbers, A., Beer, M. (2015)** Schmallenberg virus infection. *Scientific and Technical Review of the Office International des Epizooties*. 34(2), s.363–373.
- Wiser, M.F. (1999)** Kinetoplastid biology and human disease. [online]. Dostupné z: <http://www.tulane.edu/~wiser/protozoology/notes/kinet.html>.
- Yoshimoto, M., Ozawa, K., Kondo, H., Echigoya, Y., Shibuya, H., Sato, Y., Sehgal, R.N.M. (2021)** A fatal case of a captive snowy owl (*Bubo scandiacus*) with *Haemoproteus* infection in Japan. *Parasitology Research*. 120(1), s.277–288.
- Zídková, L., Čepička, I., Szabová, J., Svobodová, M. (2012)** Biodiversity of avian trypanosomes. *Infection, Genetics and Evolution*. 12(1), s.102–112.
- Žiegytė, R., Platonova, E., Bernotienė, R., Valkiūnas, G., Palinauskas, V. (2020)** Complete sporogony of the blood parasite *Haemoproteus nucleococondensus* in common biting midges: Why is its transmission interrupted in Europe? *Parasitology*. 147(5), s.593–600.
- Žiegytė, R., Platonova, E., Kinderis, E., Mukhin, A., Palinauskas, V., Bernotienė, R. (2021)** *Culicoides* biting midges involved in transmission of haemoproteids. *Parasites & Vectors*. 14(1), s.27–35.

Sekundární citace (*)

- Hibler, C.P. (1963)** *Onchocercidae (Nematoda: Filarioidea) of the American magpie, Pica pica hudsonia (Sabine), in northern Colorado*. PhD Thesis. Colorado State University.
- Morii, T., Kitaoka, S. (1971)** Susceptibility of the gallinaceous birds to *Akiba caulleryi*. *National Institute of Animal Health Quarterly*. 11(3), s.170–171.
- Morii, T., Kitaoka, S., Akiba, K. (1965)** Some investigations on the sporogony of *Leucocytozoon caulleryi* in laboratory-reared biting midges of four *Culicoides* species. *National Institute of Animal Health Quarterly*. 5, s.109–110.
- O'Roke, E.C. (1934)** A malaria-like disease of ducks caused by *Leucocytozoon anatis* Wickware. *University of Michigan. School of Forestry and Conservation Bulletin*. 4, s.1–44.
- Pinheiro, F.P., Rocha, A.G., Freitas, R.B., Ohana, B.A., Travassos da Rosa, A.P., Rogério, J.S., Linhares, A.C. (1982)** Meningitis associated with Oropouche virus infections. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo*. 24(4), s.246–251.